

VISIT...

LANZAROTE
Caliente.COM

Высшее профессиональное образование

Е. И. Барабанов
С. Г. Зайчикова

БОТАНИКА

Учебник



Медицина

ВЫСШЕЕ ПРОФЕССИОНАЛЬНОЕ ОБРАЗОВАНИЕ

Е. И. БАРАБАНОВ, С. Г. ЗАЙЧИКОВА

БОТАНИКА

УЧЕБНИК

Рекомендовано

*Учебно-методическим объединением по медицинскому
и фармацевтическому образованию вузов России
в качестве учебника для студентов, обучающихся
по специальности «Фармация»*



Москва

Издательский центр «Академия»

2006

УДК 58(075.8)

ББК 28.5я73

Б241

Рецензенты:

зав. кафедрой ботаники и фармакогнозии Ярославской медицинской академии доктор фармацевтических наук, профессор *Н. С. Фурса*;
доктор биологических наук, профессор кафедры высших растений биологического факультета Московского государственного университета им. М. В. Ломоносова *А. П. Меликян*

Барабанов Е. И.

Б241 Ботаника : учебник для студ. высш. учеб. заведений / Е. И. Барабанов, С. Г. Зайчикова. — М. : Издательский центр «Академия», 2006. — 448 с., [32 с. цв. вкл.]

ISBN 5-7695-2656-4

Учебник содержит материал по всем традиционным вопросам ботаники: анатомии, морфологии, физиологии, размножению и систематике растений. Большое внимание в нем уделено анатомическому строению вегетативных органов растения, что является ключевым моментом в определении анатомо-морфологических признаков лекарственного сырья.

Для студентов высших учебных заведений, обучающихся по специальности «Фармация».

УДК 58(075.8)

ББК 28.5я73

Оригинал-макет данного издания является собственностью Издательского центра «Академия», и его воспроизведение любым способом без согласия правообладателя запрещается

Учебное издание

Барабанов Евгений Иванович, Зайчикова Светлана Геннадьевна

Ботаника

Учебник

Редактор *Г. Г. Есакова*. Технический редактор *Н. И. Горбачева*.

Компьютерная верстка: *Л. А. Смирнова*. Корректор *Л. А. Богомоллова*

Изд. № 101110169. Подписано в печать 28.04.2006. Формат 60 × 90/16.

Гарнитура «Таймс». Печать офсетная. Бумага офсетная № 1. Усл. печ. л. 30,0 (в т. ч. цв. вкл. 2,0).

Тираж 3000 экз. Заказ № 7184.

Издательский центр «Академия». www.academia-moscow.ru

Санитарно-эпидемиологическое заключение № 77.99.02.953.Д.004796.07.04 от 20.07.2004.

117342, Москва, ул. Бутлерова, 17-Б, к. 360. Тел./факс: (495) 330-1092, 334-8337.

Отпечатано с электронных носителей издательства.

ОАО «Тверской полиграфический комбинат» 170024, г. Тверь, пр-т. Ленина, 5

Телефон (4822) 44-52-03, 44-50-34, Телефон/факс: (4822) 44-42-15

Home page www.tverpk.ru Электронная почта (E-mail) - sales@tverpk.ru



© Барабанов Е.И., Зайчикова С.Г., 2006

© Образовательно-издательский центр «Академия», 2006

ISBN 5-7695-2656-4

© Оформление. Издательский центр «Академия», 2006

ПРЕДИСЛОВИЕ

Первый учебник по ботанике для студентов фармацевтических факультетов был написан в 1959 г. заведующим кафедрой ботаники ММА им. И. М. Сеченова академиком А. Р. Жебраком. В настоящее время он значительно устарел и не используется студентами. Учебники других авторов, выпущенные позднее, отличаются большим объемом излагаемого материала, который не включен в программу обучения студентов фармацевтических факультетов.

Настоящий учебник написан в соответствии с действующей программой по курсу ботаники 2000 г. для студентов фармацевтических академий и фармацевтических факультетов медицинских вузов. Его авторы — заведующий кафедрой ботаники ММА им. И. М. Сеченова профессор Е. И. Барабанов и доктор фармацевтических наук, профессор ММА им. И. М. Сеченова (кафедра ботаники) С. Г. Зайчикова. При отборе учебного материала авторы ориентировались на свой многолетний опыт преподавания ботаники на фармацевтическом факультете ММА им. И. М. Сеченова и стремились в краткой форме изложить программный материал.

Ботаника является базовой дисциплиной для фармакогнозии, которая, в свою очередь, занимает одно из ведущих мест в системе подготовки провизора. В учебнике основное внимание уделено таким разделам ботаники, как анатомия, морфология, систематика и география растений, через которые осуществляется непосредственная связь с разделами фармакогнозии.

В учебнике в материале по анатомии растений приводятся оригинальные цветные фотографии микропрепаратов, иллюстрирующие топографию тканей осевых органов растений (корня, стебля, корневища), которую необходимо знать будущему провизору. Другие рисунки заимствованы из ранее опубликованных учебных пособий.

Материал по систематике растений изложен традиционно. Описание семейств представлено в эволюционной последовательности. На каждое семейство, кроме характеристики, включающей медицинское значение, составлен паспорт семейства. В характеристике семейств выделены лекарственные растения средней полосы России, что позволит студенту на летней полевой практике ориентироваться в составе местной флоры, рассмотрены также и представители отдельных тропических семейств.

Строение растительной клетки изложено конспективно, так как этот материал изучается студентами в курсе биологии. В учебник не включен и материал о процессах фотосинтеза, биосинтеза, энергетического обмена, поскольку он также изучается в курсе биологии.

Авторы надеются, что учебник принесет значительную пользу будущим фармацевтам и специалистам-провизорам в их дальнейшей профессиональной деятельности.

Материал учебника можно использовать в медико-биологических лицеях, классах с углубленным изучением биологии, фармацевтических училищах.

Авторы благодарят весь коллектив кафедры ботаники ММА им. И. М. Сеченова за критические замечания и полезные советы в процессе подготовки учебника.

Все замечания и пожелания просьба направлять по адресу: 105043, Москва, ул. 4-я Парковая, 31/8, кафедра ботаники ММА им. И. М. Сеченова.

ВВЕДЕНИЕ

Ботаника — это наука о растениях. Она возникла и развивалась в связи с практическими запросами человека. В жизни человека растения играют огромную роль, поскольку являются пищевыми, лекарственными, техническими и садоводческими культурами. Ботаника всесторонне изучает строение, жизненные функции, распространение, происхождение, эволюцию растений на разных уровнях организации.

Из ботаники раньше других выделился раздел *морфологии* — науки о внешнем и внутреннем строении органов растений и становлении структур органов в процессе эволюции. То, что можно увидеть невооруженным глазом (например, различные органы растения), изучает *макроскопическая морфология*. К ней относится *органография* — учение об органах растения. То, что можно увидеть с помощью микроскопа, изучает *микроскопическая морфология*. Она включает *цитологию* — учение о клетке, *гистологию* — учение о тканях, *анатомию* — учение о строении внутренних органов растения, *эмбриологию* — учение об образовании и закономерностях развития растения. Позже выделились такие разделы ботаники, как *систематика*, изучающая классификацию растений, *геоботаника* — наука о растительных сообществах, *география* растений, изучающая распределение растений на земном шаре, *экология* растений — рассматривающая взаимодействие растений с окружающей средой, *палеоботаника*, изучающая прежний облик растительности Земли. В ботанику входят также *микология* (наука о грибах), *альгология* (наука о водорослях) и *фитопатология* (наука о болезнях растений).

Изучение растений ведется по нескольким уровням их организации. Наиболее древний уровень — *молекулярный*, где выявляются критерии и отличия между живой и неживой материей. Следующий уровень — *клеточный*, на котором выявляются структура клетки, биохимические процессы, способы деления клеток. Далее — *организменный* уровень. На этом уровне изучают процессы, происходящие в особи, будь то одноклеточная водоросль, гриб или покрытосеменные растения с момента их зарождения до прекращения жизни. *Онтогенез* (или индивидуальное развитие) изучает изменения, происходящие в течение всей жизни растения. *Популяционно-видовой* уровень характеризуется элементарной еди-

ницей — *популяцией*, т. е. совокупностью особей данного вида, населяющих определенную территорию и способных скрещиваться между собой. *Биосферно-биогеоценотический* уровень характеризуется биогеоценозом, являющимся его элементарной единицей. Биогеоценоз — это сложная система взаимодействия всего живого: растений, животных и микроорганизмов с элементами неживой природы: атмосферой, гидросферой и литосферой.

Глава 1

ЦИТОЛОГИЯ

ИСТОРИЯ РАЗВИТИЯ УЧЕНИЯ О КЛЕТКЕ

Клетка является основной структурно-функциональной единицей животных, растений и грибов. Понятие о клетке и ее строении возникло благодаря изобретению микроскопа в 1590 г. голландскими мастерами — братьями Янсен.

Впервые увидел и описал клетку английский естествоиспытатель Роберт Гук в 1665 г. Рассматривая в микроскоп тонкий срез бутылочной пробки, Р. Гук обнаружил, что она состоит из многочисленных камер, которые он назвал клетками.

В 1671 г. М. Мальпиги, а затем в 1682 г. Н. Грю впервые описали микроскопическое строение органов растений, подтвердив их клеточное строение.

В 1676 г. А. Левенгук открыл мир микроскопических растений и описал окрашенные включения в клетках высших растений и водорослей.

До XIX в. существовало представление, что основные функции клетки связаны с ее стенкой, а содержимому клетки отводилась второстепенная роль. С усовершенствованием микротехники расширялись и познания о внутреннем содержимом клетки. Так, в 1831 г. Р. Браун обнаружил клеточное ядро и описал его как важнейшее образование. В 1839 г. Ян Пуркинье ввел новый термин «протоплазма», т.е. живое содержимое клетки.

Обобщив все накопленные знания о клетке, ботаник М. Шлейден (1838) и зоолог Т. Шванн (1839) сформулировали *клеточную теорию*, утверждавшую, что клетка есть единая элементарная и функциональная структура всех живых организмов.

В 1858 г. Р. Вирхов добавил новое положение к клеточной теории, обосновав принцип преемственности клеток путем деления (каждая клетка происходит из клетки).

В течение 350 лет для изучения клетки применялся световой, или оптический, микроскоп.

С 1946 г. стали применять электронный микроскоп, разрешающая способность которого почти в 400 раз больше, чем у светового. Это позволило установить тонкую структуру — ультраструктуру — клетки и сделать множество крупнейших открытий.

СТРОЕНИЕ РАСТИТЕЛЬНЫХ КЛЕТОК

Все растения являются эукариотами, так как имеют оформленное ядро. Более примитивные организмы — бактерии, в частности цианобактерии (синезеленые водоросли), называемые прокариотами (доядерными организмами), отличаются от эукариот по ряду признаков (табл. 1.1).

Таблица 1.1. Основные особенности прокариот и эукариот

Признак	Прокариоты (бактерии)	Эукариоты (грибы, водоросли, растения)
Размер клеток, мкм	1 — 10	10 — 100 и более
Внешний вид организма	Одноклеточные, колониальные, нитчатые, под- вижные и непод- вижные	Одноклеточные, колониаль- ные (подвижные и неподвиж- ные), нитчатые, многоклеточ- ные
Наличие ограни- ченного мембра- ной ядра	Отсутствует	Имеется
ДНК	Кольцевая ДНК в цитоплазме	Очень длинная линейная мо- лекула ДНК, организованная в хромосомы и окруженная ядерной мембраной
Деление клеток	Равновеликое бинарное деление	Митоз или мейоз
Плоидность	Гаплоидные организмы	Гаплоидные и диплоидные организмы; в цикле развития идет чередование гаплоидной и диплоидной фаз
Органеллы цитоплазмы	Мезосомы, ри- босомы, газовые вакуоли, разные гранулы	<i>Двумембранные:</i> митохондрии, пластиды. <i>Одномембранные:</i> ЭПС, лизтиосомы (аппарат Гольджи), вакуоли, ли- зосомы, микротельца. <i>Немембран- ные:</i> рибосомы, микротру- бочки, микрофиламенты
Наличие межкле- точных связей	Отсутствуют	Клетки растений связаны плазмодесмами
Способы питания	Гетеротрофные и автотрофные (хемо- и фото- синтезирующие организмы)	Гетеротрофные и автотроф- ные (фотосинтезирующие) организмы

Признак	Прокариоты (бактерии)	Эукариоты (грибы, водоросли, растения)
Пигменты фотосинтеза	Бактериохлорофилл, бактериокаротин, хлорофилл- <i>a</i> , каротин, фикобиллины (фикоцианин, фикоэритрин)	Хлорофиллы <i>a</i> , <i>b</i> , <i>c</i> , <i>d</i> , каротин, ксантофилл
Клеточная стенка	Гликопептид-муреин	Состоит из полисахаридов: целлюлозы, гемицеллюлозы, пектиновых веществ

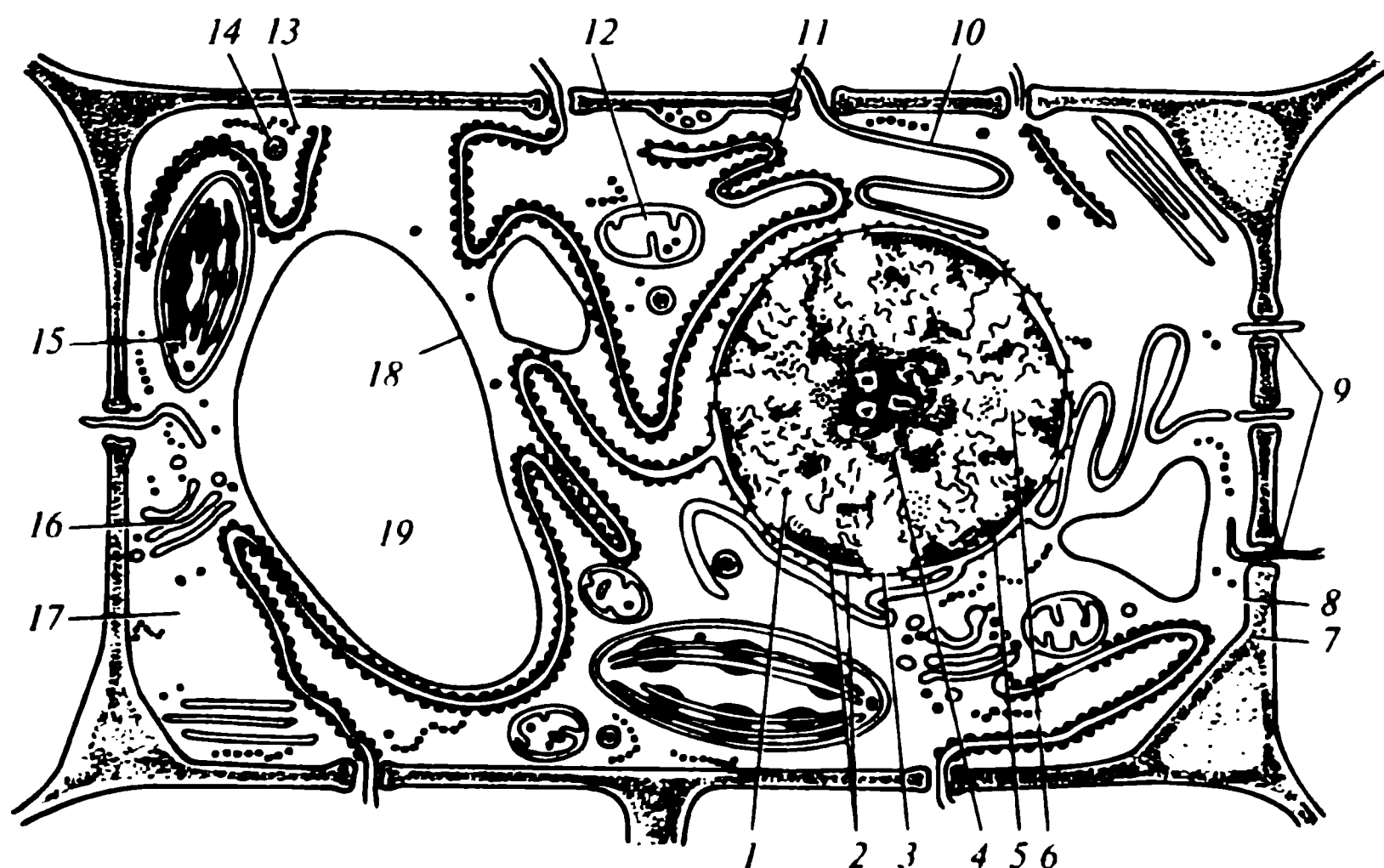


Рис. 1.1. Схема строения растительной клетки (электронная микроскопия):

1 — ядро; 2 — ядерная оболочка (две мембраны — внутренняя и внешняя и перинуклеарное пространство); 3 — ядерная пора; 4 — ядрышко (гранулярный и фибриллярный компоненты); 5 — конденсированный хроматин; 6 — диффузный хроматин; 7 — клеточная стенка; 8 — плазмалемма; 9 — плазмодесмы; 10 — агранулярная эндоплазматическая сеть; 11 — гранулярная эндоплазматическая сеть; 12 — митохондрии; 13 — свободные рибосомы; 14 — лизосомы; 15 — хлоропласт; 16 — диктиосома аппарата Гольджи; 17 — гиалоплазма; 18 — тонопласт; 19 — вакуоль с клеточным соком

Во взрослой растительной клетке (рис. 1.1) выделяют *протопласт* и его производные — *целлюлозную клеточную стенку* (оболочку), *вакуоль* и *включения*.

ПРОТОПЛАСТ

Протопласт — это живое содержимое клетки. Он включает *цитоплазму* и *клеточное ядро*.

Цитоплазма

В состав цитоплазмы входят *гиалоплазма* — внутренняя жидкая среда клетки и погруженные в нее клеточные *органеллы*.

Для живых растительных клеток характерно движение цитоплазмы, называемое *током цитоплазмы*, или *циклозом*, связанное прежде всего с физико-химическими особенностями гиалоплазмы. Различают два типа движения цитоплазмы: *струйчатое* и *круговое (ротационное)*. Струйчатое движение наблюдается в молодых клетках, где цитоплазма образует пристенный слой и тяжи, а круговое — в более старых клетках с центральной вакуолью и пристенным слоем цитоплазмы. Цитоплазма при этом движется по кругу, увлекая за собой клеточные органеллы и ядро. Скорость движения цитоплазмы незначительна (1—2 мм/с), но при увеличении температуры до 40 °С, освещении, наличии O₂ и других факторов скорость увеличивается и становится заметной.

Гиалоплазма

Гиалоплазма представляет собой сложный бесцветный коллоидный раствор слизистой консистенции, напоминающей консистенцию яичного белка. Обычно это *золь*, т.е. коллоидная система с преобладанием дисперсионной среды — воды. Золь может переходить в *гель* (более твердое состояние) и обратно — это одно из проявлений живого состояния гиалоплазмы. Гиалоплазма содержит 70—90 % воды, в которой растворены ионы минеральных солей, играющие важную роль в создании осмотического давления в клетке. В состав гиалоплазмы входят также растворимые белки, РНК, полисахариды, липиды.

Вещества, входящие в состав живой клетки, объединяют в понятие *конституционные*, т.е. участвующие в обмене веществ клетки. Основными классами конституционных органических веществ являются белки, нуклеиновые кислоты, липиды и углеводы.

Белки — вещества, определяющие строение и свойства живой материи. На их долю приходится основная масса органических веществ клетки. Они участвуют в построении структуры и функциях всех клеточных органелл. Белки выполняют важную ферментативную функцию, постоянно участвуя в процессах синтеза и распада конституционных веществ. Белки могут быть и эргастическими веществами клетки, т.е. откладываться в запас, а также

выполнять сократительную и транспортную функции и, кроме того, служить источником энергии.

Белки — это биополимеры, состоящие из аминокислот, соединенных пептидными связями. Из известных 40 аминокислот в состав белков входят 20. Простые белки — *протеины* — состоят только из аминокислот и откладываются в клетке в качестве запасных веществ. Простые белки могут соединяться с углеводами (гликопротеиды), нуклеиновыми кислотами (нуклеопротеиды), жирными кислотами (липопротеиды), и тогда они называются сложными белками — *протеидами*. Протеиды являются *конституционными* белками, так как входят в состав цитоплазмы и ядра.

Нуклеиновые кислоты (ДНК — дезоксирибонуклеиновая кислота и РНК — рибонуклеиновая кислота) — это важная группа фосфорсодержащих биополимеров, обеспечивающих хранение и передачу наследственной информации. Мономером нуклеиновых кислот является **нуклеотид**, включающий азотистое основание, сахар и остаток фосфорной кислоты. Для каждого вида характерен свой нуклеотидный состав нуклеиновых кислот.

Молекула ДНК состоит из двух полинуклеотидных антипараллельных цепей, закрученных в двойную спираль вокруг центральной оси. Цепи выстраиваются по типу комплементарности между азотистыми основаниями, образующими между собой водородные связи. Структура ДНК была описана в 1953 г. Д. Уотсоном и Ф. Криком. РНК, в отличие от ДНК, представляет собой одноцепочную молекулу (табл. 1.2). ДНК и РНК могут находиться как в ядре, так и в цитоплазме, а также в митохондриях и хлоропластах.

Липиды (фосфолипиды) — жироподобные вещества, являющиеся структурными компонентами клетки, т.е. входящие в состав клеточной мембраны (плазмалемма, тонопласт). Протопласт растительной клетки содержит: простые липиды (жирные масла), полимерные липиды (воск, кутин, суберин) и сложные липиды (липоиды, или жироподобные вещества). Простые липиды состоят из остатков жирных кислот и спиртов (жиры, воски). Сложные липиды это комплексы липидов с белками (липопротеиды), фосфорной кислотой (фосфолипиды), сахарами (гликолипиды). Не-

Таблица 1.2. Состав нуклеиновых кислот (ДНК, РНК)

Нуклеиновая кислота	Пуриновое основание	Пиримидиновое основание	Сахар	Остаток фосфорной кислоты
ДНК	Аденин, гуанин	Цитозин, тимин	Дезоксирибоза	Имеется
РНК	Аденин, гуанин	Цитозин, урацил	Рибоза	Имеется

которые пигменты (каротиноиды) также относят к сложным липидам. Липиды являются одним из основных компонентов биологических мембран, а также составляют их энергетический резерв.

Углеводы входят в состав гиалоплазмы в виде моносахаридов — глюкозы и фруктозы; дисахаридов — сахарозы, мальтозы и др. и полисахаридов — крахмала, гликогена.

У растений моносахариды являются первичными продуктами фотосинтеза и используются далее для биосинтеза полисахаридов, аминокислот, жирных кислот и др. Углеводы запасаются в виде крахмала как энергетический резерв у растений. Некоторые углеводные полимеры служат опорным материалом жестких клеточных стенок (целлюлоза) или выполняют функцию цементирующего материала в межклеточном пространстве (пектины).

Органеллы цитоплазмы

В гиалоплазме находятся различные по своим функциям клеточные органеллы: двухмембранные — митохондрии и пластиды; одномембранные — диктиосомы, эндоплазматическая сеть (ЭПС), микротельца, лизосомы, жгутики и ундулиподии; немембранные

Таблица 1.3. Структура цитоплазмы

Цитоплазма	Функции
Гиалоплазма	Внутренняя среда клетки
Клеточные органеллы:	
двухмембранные:	
митохондрии (рис. 1.2)	Синтез АТФ
пластиды (рис. 1.3 — 1.5)	Фотосинтез; запасающая
одномембранные:	
ЭПС (рис. 1.6)	Синтез, транспорт
диктиосомы (рис. 1.7)	Упаковка, синтез, транспорт
вакуоль	Запас воды с растворенными веществами, тургор
микротельца:	
пероксисомы листьев	Участие в фотодыхании
глиоксисомы	Метаболизм жиров
жгутики и ундулиподии	Органоиды движения
немембранные:	
рибосомы (рис. 1.8)	Синтез белков
микротрубочки	Цитоскелет, веретено деления
микрофиламенты	Цитоскелет

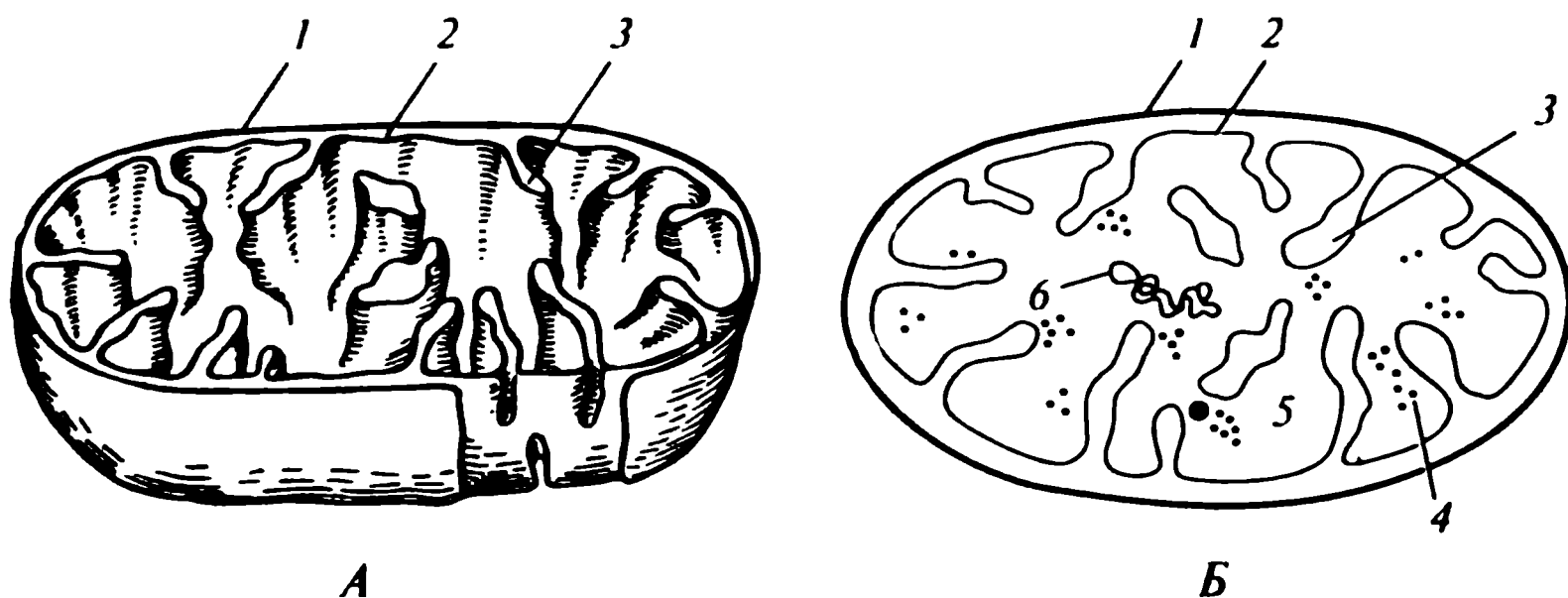


Рис. 1.2. Схемы строения митохондрии в трехмерном изображении (А) и на срезе (Б):

1 — наружная мембрана; 2 — внутренняя мембрана; 3 — криста; 4 — рибосома; 5 — матрикс; 6 — кольцевая нить ДНК

ные — рибосомы, сферосомы, микротрубочки, микрофиламенты (табл. 1.3).

Двухмембранные органеллы. Митохондрии — двухмембранные органоиды (рис. 1.2). Внутренняя мембрана митохондрий образует выросты — *кристы*. Во внутреннем содержимом — *матриксе* — находятся рибосомы, кольцевая молекула ДНК и фосфатные гранулы. При аэробном дыхании на кристах происходит окислительное фосфорилирование и перенос электронов, а в матриксе находятся ферменты, участвующие в цикле Кребса и в окислении жирных кислот.

Пластиды представлены хлоропластами, хромопластами и лейкопластами. **Хлоропласт** — крупная двухмембранная пластида, в которой протекает фотосинтез (рис. 1.3). Содержит светочувстви-

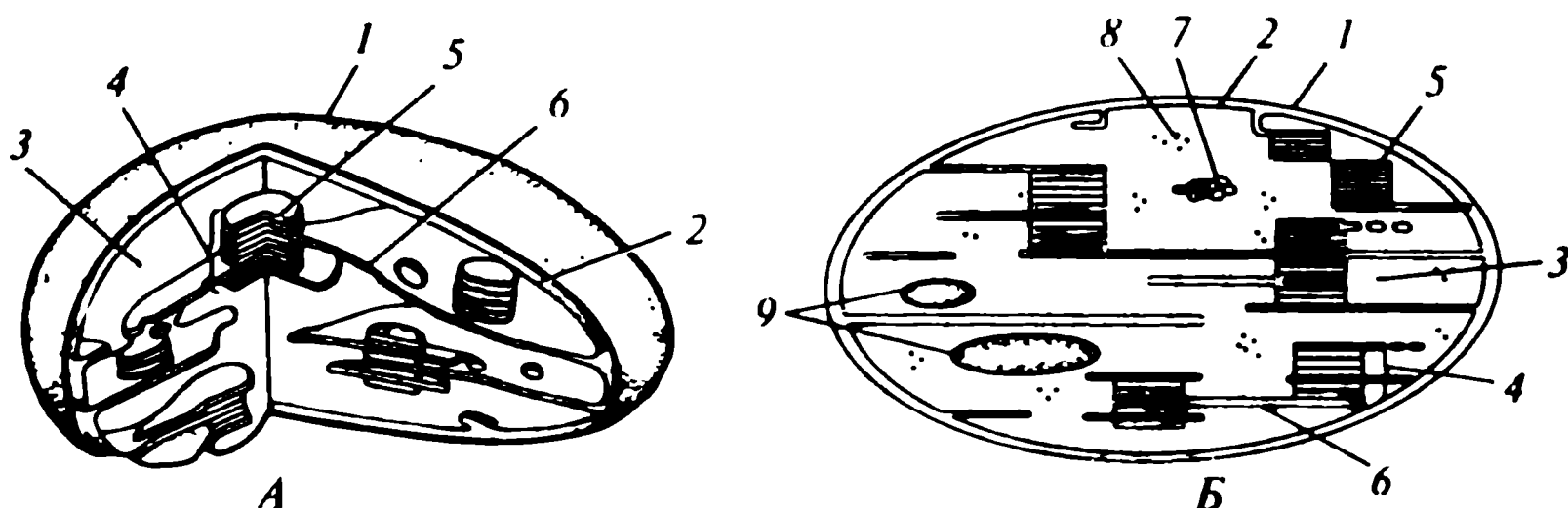


Рис. 1.3. Строение хлоропласта:

А — объемная схема; Б — схема среза через хлоропласт; 1 — наружная мембрана; 2 — внутренняя мембрана; 3 — строма; 4 — грана; 5 — тилакоид граны; 6 — ламелла; 7 — ДНК; 8 — рибосомы хлоропласта (отличаются от цитоплазматических рибосом); 9 — крахмальные зерна

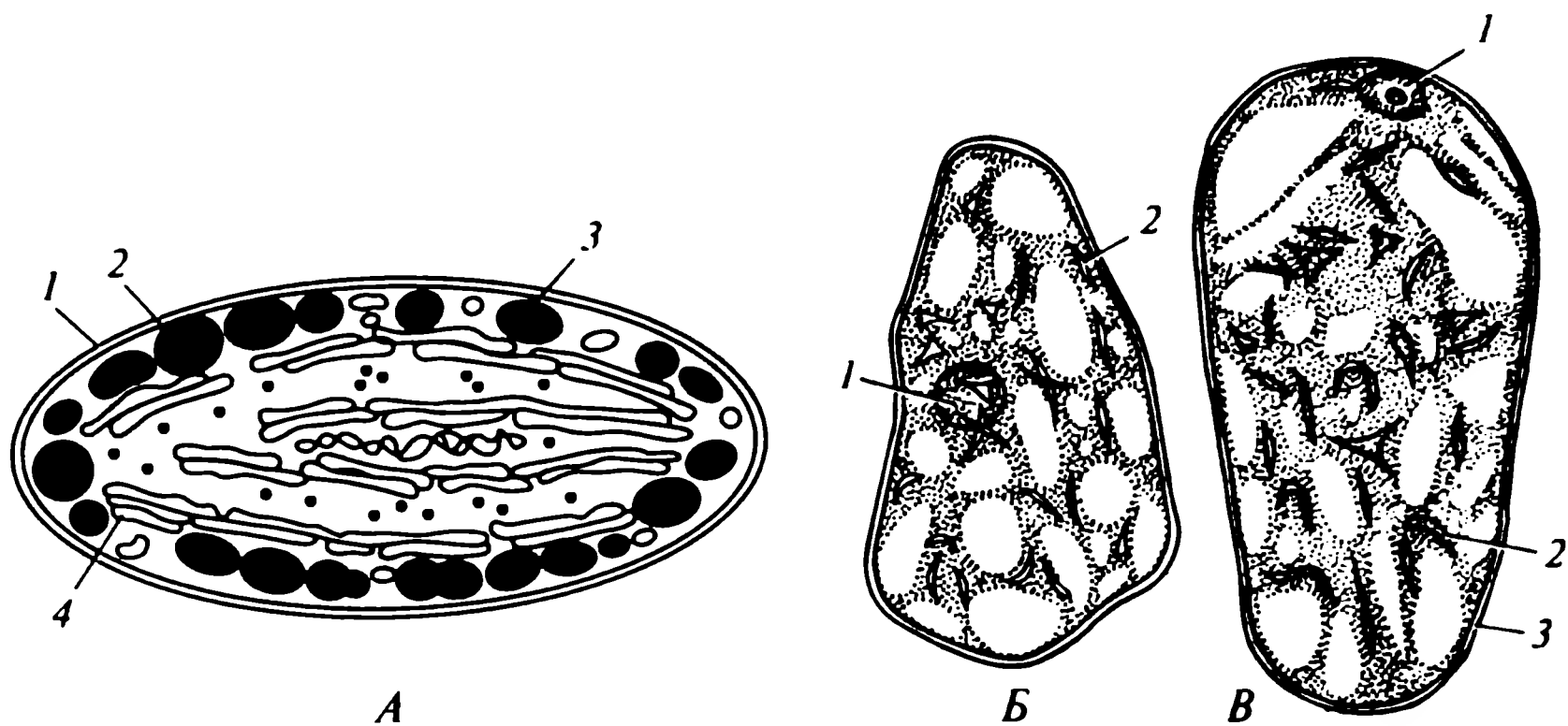


Рис. 1.4. Строение хромопласта:

А — внешний вид: 1 — наружная мембрана; 2 — внутренняя мембрана; 3 — жировые капли; 4 — ламеллы; Б, В — хромопласты в клетках мякоти зрелых плодов рябины (*Sorbus aucuparia*) и боярышника (*Crataegus sanguinea*) соответственно: 1 — ядро; 2 — хромопласты; 3 — стенка клетки

тельные пигменты: хлорофиллы, каротиноиды и ксантофиллы. Хлоропласт заполнен студенистообразным веществом — это матрикс, или *строма*. В строме находится система мембран — *тилакоидов*, собранных в стопки — *граны*. В них может откладываться крахмал. В тилакоидах протекает световая фаза фотосинтеза, включающая процессы циклического и нециклического фосфорилирования и фотолиза воды под действием квантов света. Строма содержит рибосомы, кольцевую молекулу ДНК и капельки масла. В строме протекает темновая фаза фотосинтеза: здесь непосредственно синтезируются органические соединения с использованием энергии, полученной в период световой фазы в виде АТФ и НАДФН₂. Хлоропласты обладают способностью превращаться в хромопласты (пожелтение листьев) или в лейкопласты (при помещении растения в темноту).

Хромопласт — окрашенная пластида, содержащая пигменты каротиноиды (оранжевые) и ксантофиллы (желтые) (рис. 1.4). Хромопласты являются конечным этапом в развитии пластид, поэтому у них, как правило, отсутствует внутренняя мембранная система. От хлоропластов они отличаются меньшими размерами и разнообразной формой.

Больше всего хромопластов содержится в плодах томата, красного перца, в цветках, яркая окраска которых служит для привлечения насекомых и птиц, участвующих в опылении растений и распространении семян.

Лейкопласт — бесцветная пластида, не содержащая пигментов. Лейкопласты отличаются от хлоропластов более слабым разви-

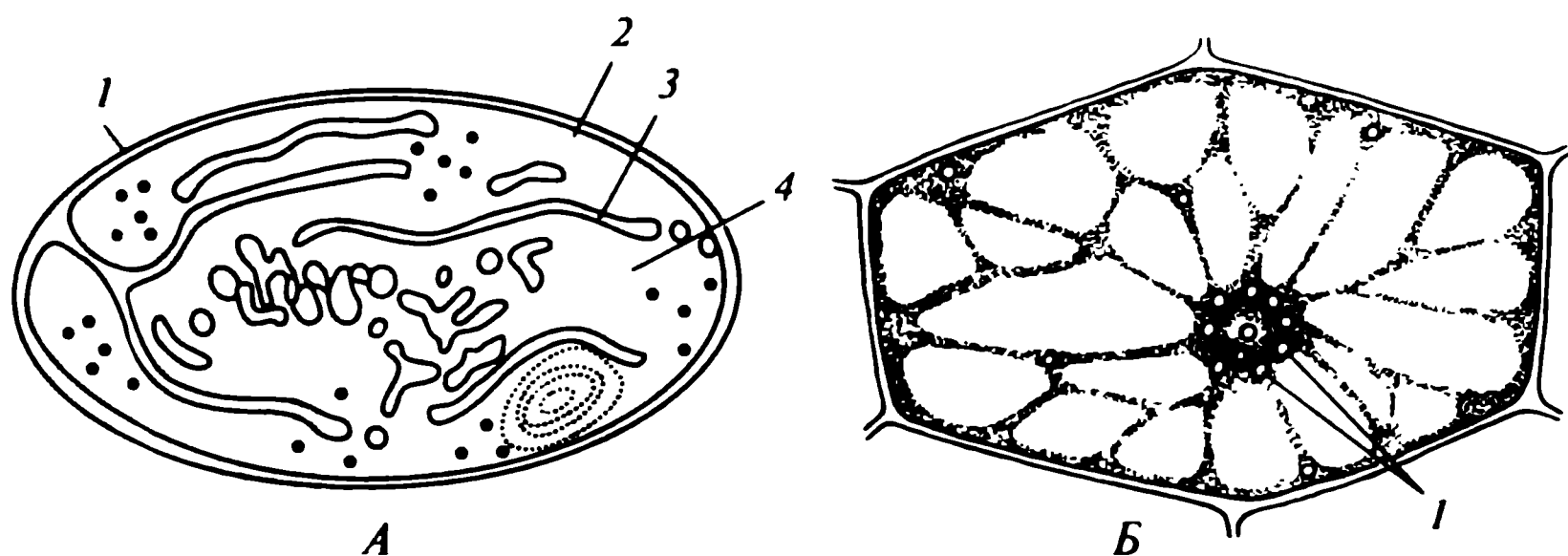


Рис. 1.5. Строение лейкопласта:

А — внешний вид: 1 — наружная мембрана; 2 — внутренняя мембрана; 3 — ламелла; 4 — строма; Б — лейкопласты (1) в клетках листа традесканции

ем мембранной системы и редким расположением одиночных тилакоидов. Лейкопласты могут превращаться в хлоропласты и хромопласты. Лейкопласты приспособлены для хранения запасных питательных веществ, поэтому их особенно много в запасяющих органах: корнях, семенах и в молодых листьях (рис. 1.5). В амилопластах находится запасной крахмал, в олеопластах — липиды, в протеинопластах — белки.

Одномембранные органеллы. Эндоплазматическая сеть (ЭПС) — система уплощенных одномембранных мешочков — цистерн — в виде трубочек и пластинок, образующих единое целое с наружной мембраной ядерной оболочки (рис. 1.6). Различают два типа ЭПС: если на ее поверхности имеются рибосомы, она называется

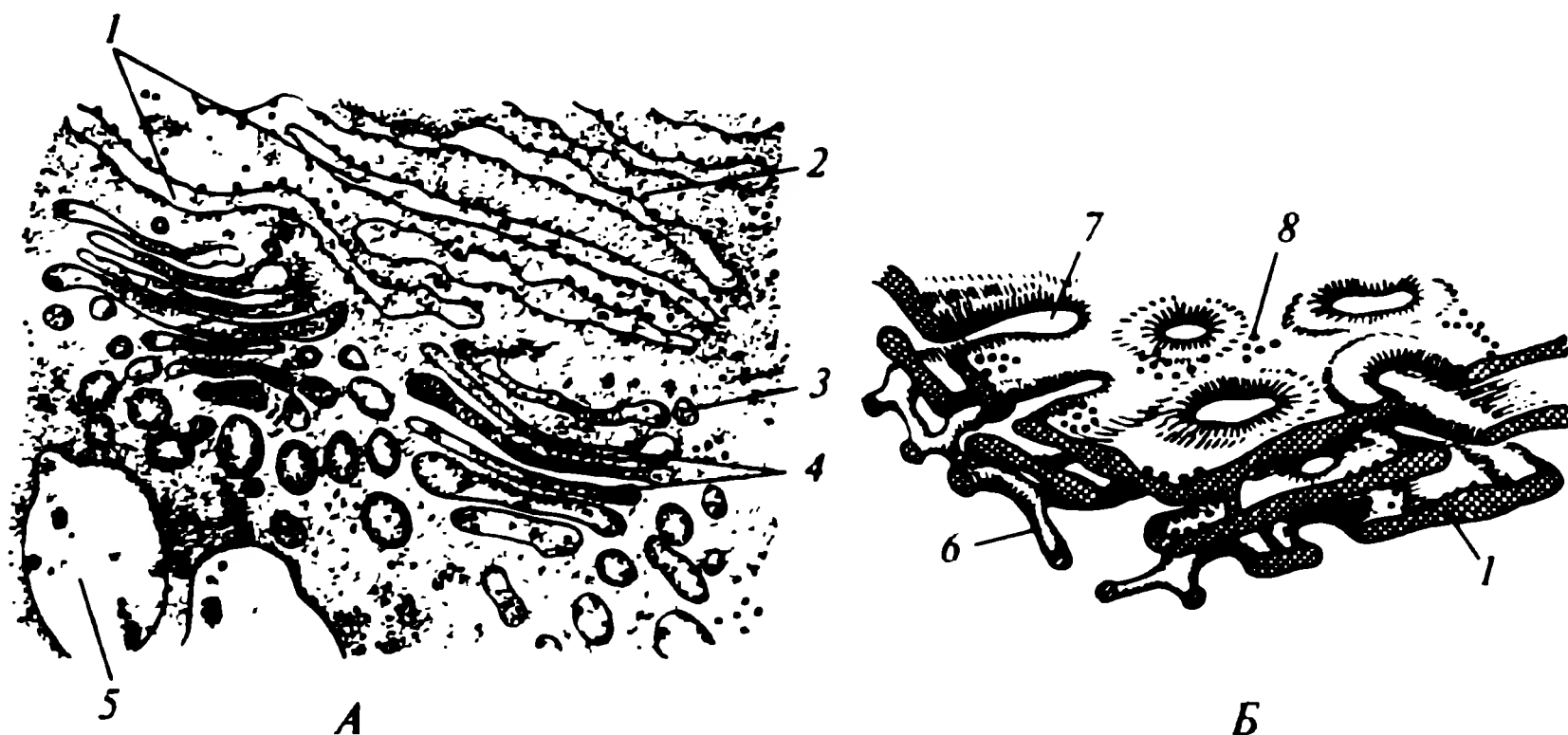


Рис. 1.6. Строение эндоплазматической сети:

А — цистерны гранулярной ЭПС; Б — система цистерн гранулярной ЭС и трубок агранулярной ЭС; 1 — цистерна гранулярной ЭПС; 2 — рибосома; 3 — пузырек Гольджи; 4 — цистерны диктиосомы; 5 — вакуоль; 6 — трубка агранулярной ЭПС; 7 — окна в ретикулярной цистерне; 8 — прикрепленная полисома

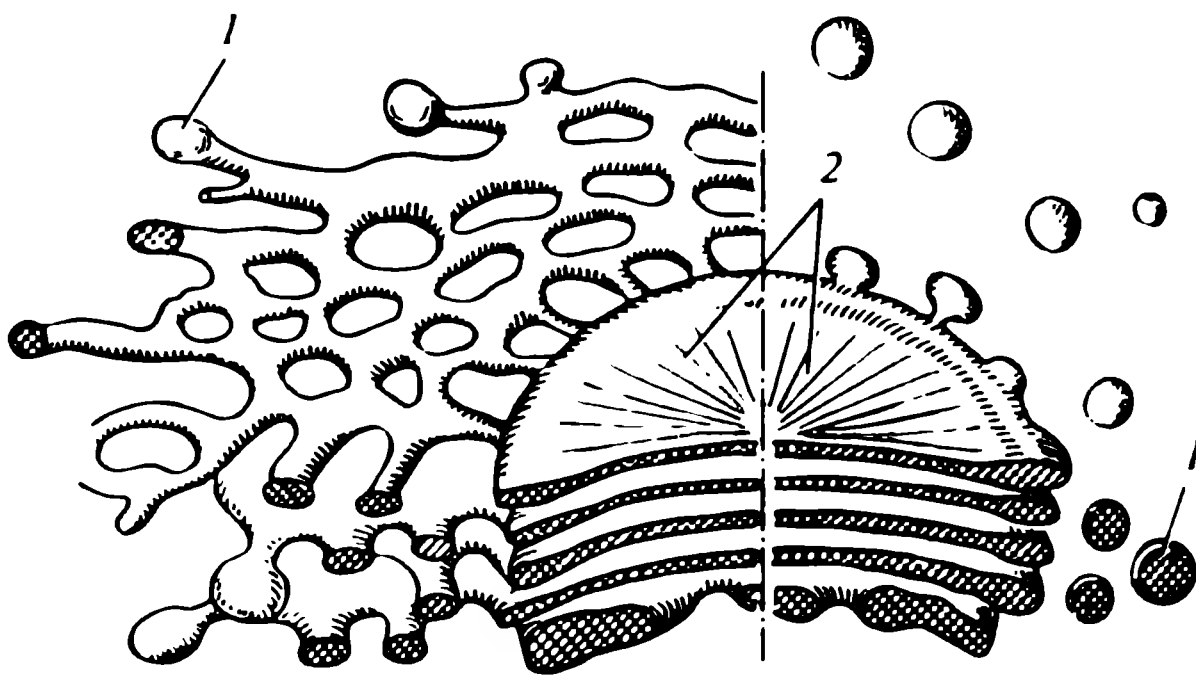


Рис. 1.7. Строение диктиосомы (аппарат Гольджи):
1 — пузырек Гольджи; 2 — цистерна диктиосомы в плане

шероховатой, или *гранулярной*, при отсутствии рибосом — *гладкой*. На мембранах шероховатой ЭПС синтезируются белки, на мембранах гладкой ЭПС — вещества небелковой природы (углеводы, липиды).

Диктиосома (аппарат Гольджи) представляет собой стопку уплощенных одномембранных мешочков — цистерн (рис. 1.7). На одном конце стопки мешочки образуются непрерывно, а с другого — отшнуровываются в виде пузырьков Гольджи. Стопки могут существовать также в виде дискретных диктиосом. Диктиосомы участвуют в процессах секреции и синтеза углеводов (растительная клеточная стенка); в них образуются первичные лизосомы. Многие ферменты, синтезируемые на ЭПС, претерпевают модификацию в цистернах и транспортируются пузырьками Гольджи.

Микротельца — органеллы, имеющие не совсем правильную сферическую форму и содержимое зернистой структуры, но иногда в них встречаются кристаллоиды или скопление нитей.

Глиоксисомы участвуют в метаболизме глиоксилата и превращении липидов в сахарозу в некоторых богатых маслами семенах (например, в эндосперме семени клещевины).

Пероксисомы содержат фермент каталазу, катализирующий разложение пероксида водорода на воду и кислород. Пероксид водорода представляет собой побочный продукт некоторых окислительных процессов, протекающих в клетке. Он очень токсичен и должен немедленно удаляться из клетки. Пероксисомы тесно связаны с процессом фотодыхания при участии хлоропластов и митохондрий.

Немембранные органеллы. Жгутики и ундулиподии. Жгутики, реснички, фимбрии — двигательные приспособления прокариот. Расширенная в основании часть жгутиков называется *базальным тельцем*.

У определенной части эукариотических клеток двигательными приспособлениями являются ундулиподии, отличающиеся по строению от жгутиковидных образований. Ундулиподии имеются у многих водорослей и у части грибоподобных протоктист, особенно на одноклеточных стадиях их жизненного цикла. У таких растений, как мхи, папоротники и часть голосеменных, ундулиподиями снабжены только мужские половые клетки. Ундулиподии имеют единый план строения: покрывающая их мембрана образует единое целое с плазматической мембраной клетки. На поперечном срезе ундулиподии видно кольцо из 9 пар микротрубочек, а две дополнительные микротрубочки располагаются в центре кольца (организация 9 + 2). Ундулиподии отходят от цилиндрических структур, называемых *кинетосомами*. У них на поперечном срезе заметно лишь периферическое кольцо микротрубочек, собранных по три (организация 9 + 0). Движение ундулиподиев может также осуществляться автономно: они способны двигаться и после отделения от клетки.

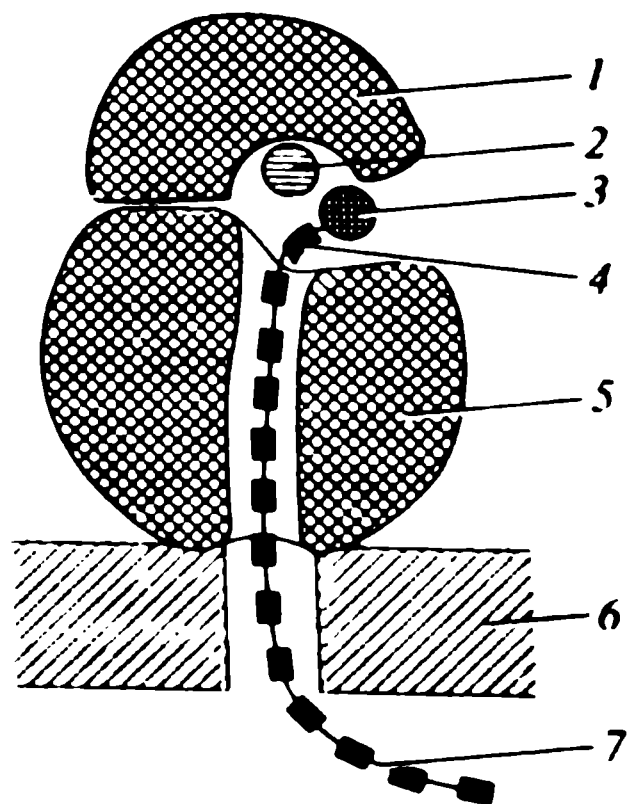
Рибосомы — очень мелкие немембранные органеллы, состоящие из двух субчастиц (единиц) — большой и малой. РНК и белок содержатся в рибосомах приблизительно в равных долях. Рибосомы располагаются в цитоплазме либо свободно, либо прикрепляются к мембранам ЭПС (рис. 1.8). Рибосомы могут образовывать полисому, в которой они нанизаны на единую нить информационной РНК. В рибосомах происходит синтез белка.

Микротрубочки — тонкие цилиндрические структуры, состоящие из субъединиц белка *тубулина*. Микротрубочки контролируют упаковку целлюлозных микрофибрилл при формировании клеточной стенки, а также участвуют в формировании веретена деления.

Микрофиламенты — длинные нити, состоящие из сократительного белка *актина*. Пучки микрофиламентов играют определяющую роль в токах цитоплазмы. Микрофиламенты вместе с микротрубочками образуют гибкую сеть, называемую *цитоскелетом*.

Рис. 1.8. Схема строения рибосомы, сидящей на мембране ЭПС:

1 — малая субъединица, 2 — мРНК, 3 — аминоацил тРНК, 4 — аминокислота, 5 — большая субъединица, 6 — мембрана ЭПС, 7 — синтезируемая полипептидная цепь.



Ядро

Ядро — самая крупная органелла, заключенная в оболочку из двух мембран, пронизанная ядерными порами. В ядре находится хроматин: *гетерохроматин* (компактный, менее активный) и *эухроматин* (диффузный, активный) — в такой форме раскрученные хромосомы находятся в интерфазе. Хромосомы содержат нуклеиновую кислоту ДНК, отвечающую за наследственность. ДНК эукариот образует комплекс с гистоновыми белками и содержит информационно-функциональные участки — *гены*. Деление ядра лежит в основе размножения клеток. Внутри ядра находится хорошо заметная округлая структура — *ядрышко*, в нем происходит синтез рибосомальной РНК (рРНК). В ядре может быть одно или несколько ядрышек.

Плазматическая мембрана

Цитоплазма отделена от клеточной стенки — *плазмалеммой* (плазматической мембраной), а от вакуоли — элементарной мембраной, называемой *тонопластом*.

Строение плазматической мембраны. В настоящее время цитологи придерживаются жидкостно-мозаичной модели мембраны (рис. 1.9), согласно которой мембрана состоит из бислоя липидных молекул (фосфолипидов) с гидрофильными головками и двумя гидрофобными хвостами, обращенными внутрь слоя. Помимо липидов в состав мембран входят белки. Различают три типа мембранных белков, «плавающих» в билипидном слое: *интегральные* белки, пронизывающие всю толщу бислоя; *полуинтегральные*, пронизывающие бислой неполностью; *периферические*, прикрепляющиеся с внешней или внутренней стороны мембраны к другим мембранным белкам. Мембранные белки выполняют различные функции: одни являются ферментами, другие выполняют роль переносчиков специфических молекул через мембрану или образуют гидрофильные поры, через которые могут проходить полярные молекулы.

Одним из основных свойств клеточных мембран является их полупроницаемость: они пропускают воду, но не пропускают растворенные в ней вещества, т.е. обладают избирательной проницаемостью.

Транспорт веществ через мембрану. В зависимости от затрат энергии транспорт веществ и ионов через мембрану делится на пассивный, не требующий затрат энергии, и активный, связанный с потреблением энергии.

К *пассивному транспорту* относятся диффузия, облегченная диффузия и осмос.

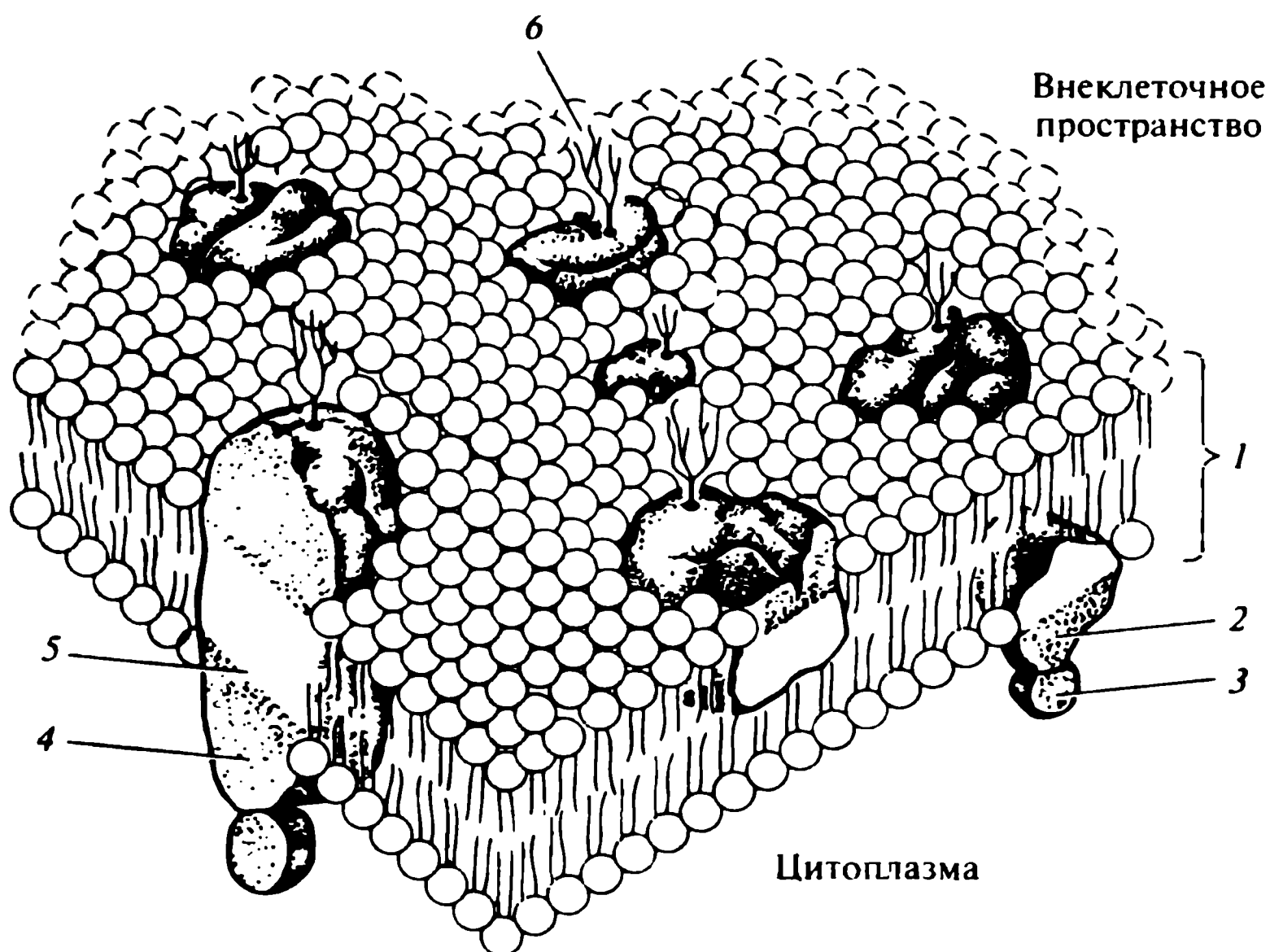


Рис. 1.9. Строение плазматической мембраны:

1 — бимолекулярный слой липидов; 2 — белковая молекула; 3 — периферическая белковая молекула; 4 — гидрофильная часть белковой молекулы; 5 — гидрофобная область погруженной белковой молекулы; 6 — углеводная цепь

Диффузия — это процесс проникновения молекул через липидный бислой по градиенту концентраций (из области большей концентрации в область меньшей концентрации). Чем молекула меньше и более неполярна, тем быстрее она диффундирует через мембрану. Малые неполярные молекулы (например, кислород) быстро диффундируют через липидный бислой. Незаряженные полярные молекулы также проходят через мембрану с большой скоростью, если они достаточно малы (CO_2 , этанол, мочеви́на). Однако если молекула заряжена, то на ее транспорт влияет как градиент концентраций, так и общий электрический градиент по обе стороны мембраны (электрохимический градиент). В растительных клетках обычно существуют электрохимические градиенты через плазматическую мембрану и тонопласт. Основное вещество заряжено отрицательно по отношению как к водной среде, окружающей клетку, так и к содержимому вакуоли.

Разновидностью диффузии является *облегченная диффузия*, при которой пройти веществу через мембрану помогает какой-либо транспортный белок. Транспортный белок высокоизбирателен и может взаимодействовать только с молекулами одного типа и не

воспринимать другие, даже если они почти идентичны. Таким способом в клетку поступают различные полярные молекулы — сахара, аминокислоты, нуклеотиды и др.

Существует два основных класса мембранных транспортных белков: белки-переносчики и каналообразующие белки. *Белки-переносчики* связывают молекулу переносимого вещества, что вызывает их конформационное изменение, позволяющее переместиться этой молекуле через мембрану. *Каналообразующие белки* формируют заполненные водой поры, пронизывающие липидный бислой. Когда эти поры открыты, молекулы специфических веществ проходят сквозь них.

Осмоз — это диффузия воды через полупроницаемые мембраны: вода переходит из раствора, имеющего высокий водный потенциал, в раствор с низким водным потенциалом. Диффузия воды при осмосе будет происходить из области низкой концентрации растворенного вещества (и высокой концентрации воды) в область высокой концентрации растворенного вещества (и низкой концентрации воды) до тех пор, пока водный потенциал с обеих сторон мембраны не станет одинаковым.

Активный транспорт — это перенос молекул и ионов через мембрану, сопровождаемый энергетическими затратами. Активный транспорт идет против градиента концентрации и электрохимического градиента, используя энергию АТФ. В процессе транспорта *белки-переносчики* не претерпевают изменений наподобие ферментов и не вызывают химических изменений транспортируемых веществ, в отличие от ферментов. В основе механизма активного транспорта веществ у растений и грибов лежит работа протонного насоса (H^+ и K^+), сохраняющего внутри клетки высокую концентрацию K^+ и низкую H^+ (Na^+ и K^+ у животных). Энергия, необходимая для работы этого насоса, поставляется в виде АТФ, синтезируемой в процессе клеточного дыхания.

Транспорт H^+ и K^+ осуществляется специальным белком, который имеет две альтернативные формы. Одна форма имеет полость, открываемую внутрь клетки, в которую может входить H^+ . При этом АТФ расщепляется до АДФ, а освободившийся фосфат присоединяется к белку. Фосфорилируемый белок меняет конформацию, H^+ переносится на наружную сторону мембраны и высвобождается. Освободившийся транспортный белок захватывает ион K^+ , что ведет к отсоединению фосфата от белка и возвращению белка к первоначальной форме. При этом ион K^+ освобождается внутрь клетки. Так создается градиент H^+ и K^+ по обе стороны мембраны (рис. 1.10).

Известна еще одна разновидность активного транспорта — *эндо- и экзоцитоз*. Это два активных процесса, с помощью которых различные молекулы транспортируются через мембрану в клетку — *эндоцитоз* или из клетки — *экзоцитоз*. При эндоцитозе вещества

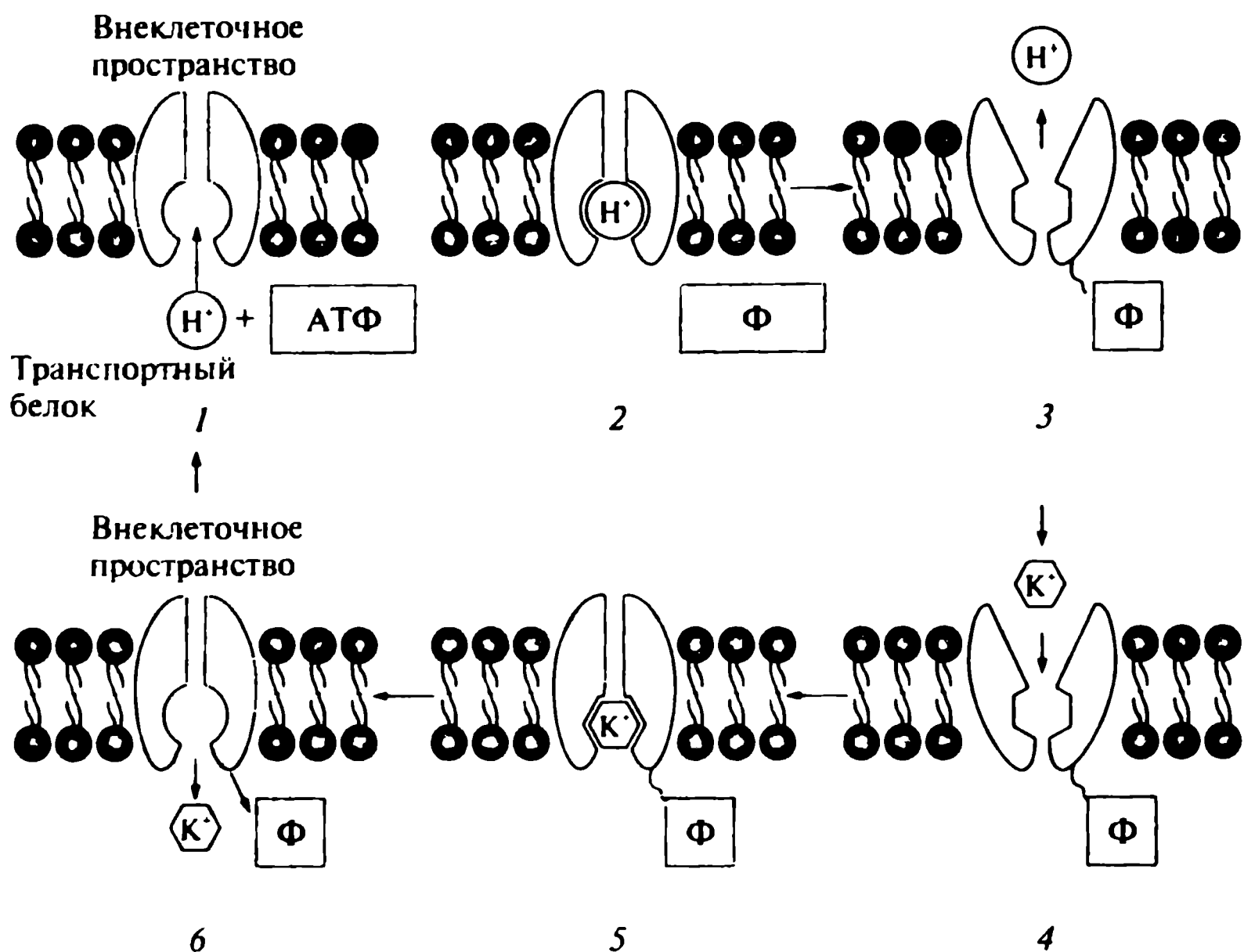


Рис. 1.10. Модель работы протонного насоса
(объяснение в тексте)

попадают в клетку в результате инвагинации (впячивания) плазматической мембраны. Образующиеся при этом пузырьки переносятся в цитоплазму вместе с заключенными в них веществами. Поглощение больших частиц, таких, как микроорганизмы или обломки клеток, называется *фагоцитозом*. В этом случае образуются крупные пузырьки, называемые вакуолями. Поглощение жидкостей (суспензий, коллоидных растворов) или растворенных веществ с помощью небольших пузырьков называется *пиноцитозом*. При экзоцитозе вещества выводятся из клетки в специальных пузырьках или вакуолях. Одним примером может служить вывод секрета из железистых клеток, другим — участие пузырьков диктиосом в формировании клеточной оболочки.

В многоклеточных организмах минеральные и органические вещества транспортируются от клетки к клетке по особым тяжам цитоплазмы — *плазмодесмам*, обеспечивающим связь между протопластами соседних клеток. Это *симпластический транспорт*.

Перенос воды и неорганических веществ — *апопластический транспорт* — осуществляется по системе клеточных оболочек. Для транспорта воды существует также *прерывистая транспортная система вакуолей*.

ПРОИЗВОДНЫЕ ПРОТОПЛАСТА

Как упоминалось ранее, к производным протопласта относятся вакуоль с клеточным соком и различными включениями и клеточная стенка.

Вакуоль

Вакуоль — это резервуар, ограниченный одинарной мембраной — *тонопластом*. Вакуоль заполнена *клеточным соком* — концентрированным раствором различных веществ, таких, как минеральные соли, сахара, пигменты, органические кислоты и ферменты. В зрелых клетках вакуоли сливаются в одну, центральную. В вакуолях хранятся различные вещества, в том числе и конечные продукты обмена.

От содержимого вакуоли существенно зависят осмотические свойства клетки. В связи с наличием в вакуоли крепких растворов солей и других веществ клетки растений постоянно осмотически поглощают воду. Это создает гидростатическое давление на клеточную стенку, называемое *тургорным*. Тургорному давлению противостоит равное ему по величине давление клеточной оболочки, направленное внутрь клетки. Большинство растительных клеток

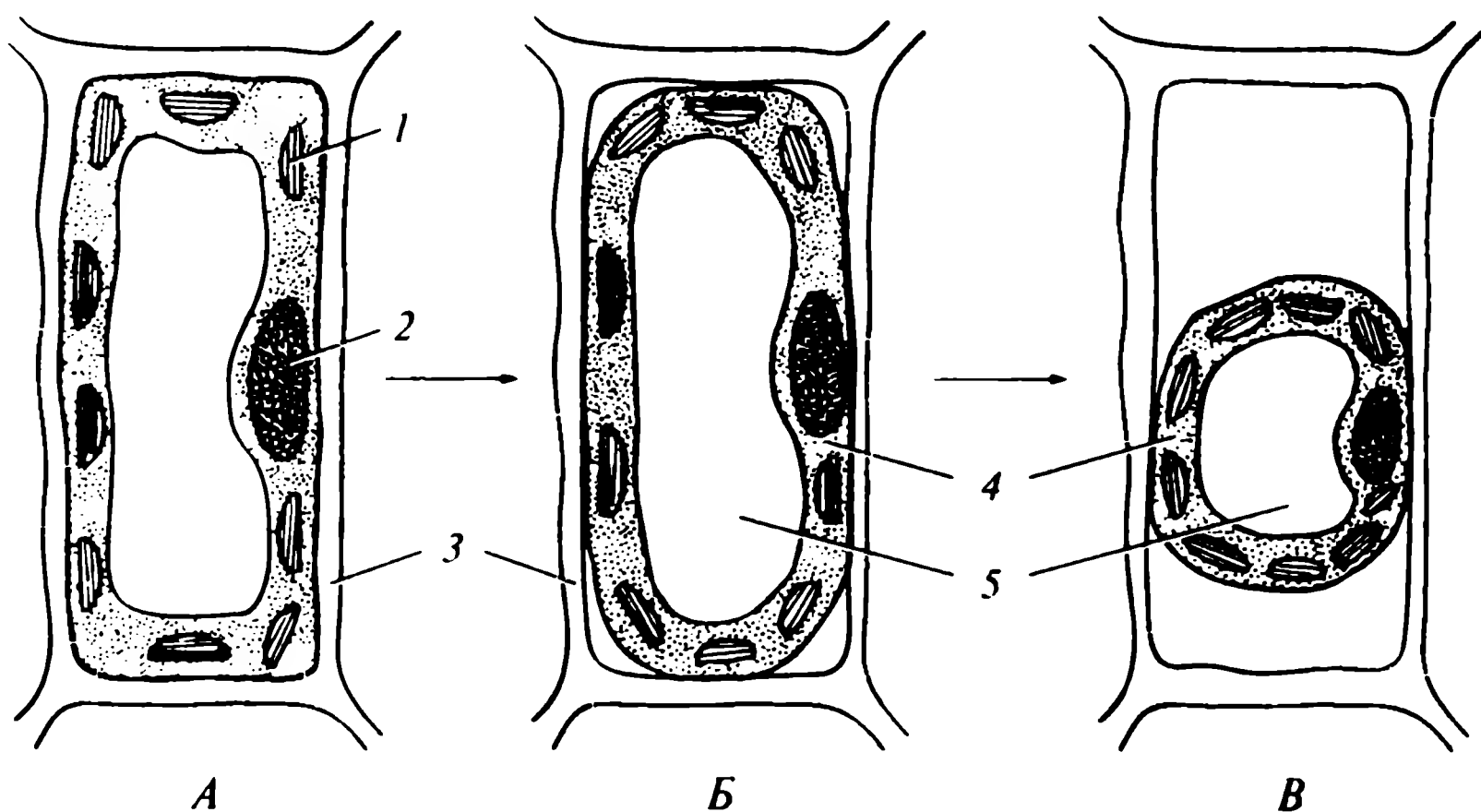


Рис. 1.11. Схема плазмолиза:

А — клетка в состоянии тургора (в изотоническом растворе); Б — начало плазмолиза (клетка, помещенная в 6%-й раствор KNO_3); В — полный плазмолиз (клетка, помещенная в 10%-й раствор KNO_3); 1 — хлоропласт; 2 — ядро; 3 — клеточная оболочка; 4 — протопласт; 5 — центральная вакуоль

существуют обычно в гипотонической среде. Но если такую клетку поместить в гипертонический раствор, то вода по законам осмоса начнет выходить из клетки для выравнивания водного потенциала с обеих сторон мембраны. При этом вакуоль уменьшится в объеме, соответственно уменьшится ее давление на протопласт, и мембрана начнет отходить от клеточной стенки. Такой процесс называется *плазмолизом* (рис. 1.11). В природных условиях при потере тургора в клетках растения увядают, листья и стебель опускаются. Однако процесс обратим, если обеспечить поступление воды в клетку (например, при поливе). Процесс, обратный плазмолизу, получил название *деплазмолиз*.

Включения

Клеточными включениями являются *запасные* и *эксcretорные* вещества. Запасные вещества, т.е. временно выключенные из обмена, и отбросы — эксcretорные вещества вместе часто называют *эргастическими* веществами клетки. К запасным веществам относят запасные белки, жиры и углеводы. Эти вещества накапливаются в течение вегетационного периода в семенах, плодах, подземных органах растения и в сердцевине стебля.

Запасные вещества

Запасные белки, относящиеся к простым белкам — протеинам, чаще всего откладываются в семенах. Осаждающиеся белки в вакуолях образуют зерна округлой или эллиптической формы, называемые *алеироновыми*. Если алеироновые зерна не имеют заметной внутренней структуры и состоят из аморфного белка, их называют *простыми*. Если в алеироновых зернах среди аморфного белка встречаются кристаллоподобная структура (*кристаллоид*) и блестящие бесцветные тельца округлой формы (*глобоиды*), такие алеироновые зерна называются *сложными* (рис. 1.12). Аморфный белок алеиронового зерна представлен гомогенным непрозрачным белком желтоватого цвета, набухающим в воде. Кристаллоиды имеют характерную для кристаллов ромбоэдрическую форму, но в отличие от истинных кристаллов составляющий их белок набухает в воде. Глобоиды состоят из кальциево-магниево-вой соли, содержат фосфор, нерастворимы в воде и не дают реакцию на белки.

В зависимости от строения можно выделить следующие типы алеироновых зерен: 1) зерна с глобоидами (характерны для семян бобовых и зерновых злаков); 2) зерна с глобоидами и кристаллоидами (характерны для семян льна и клеверины); 3) зерна с кри-

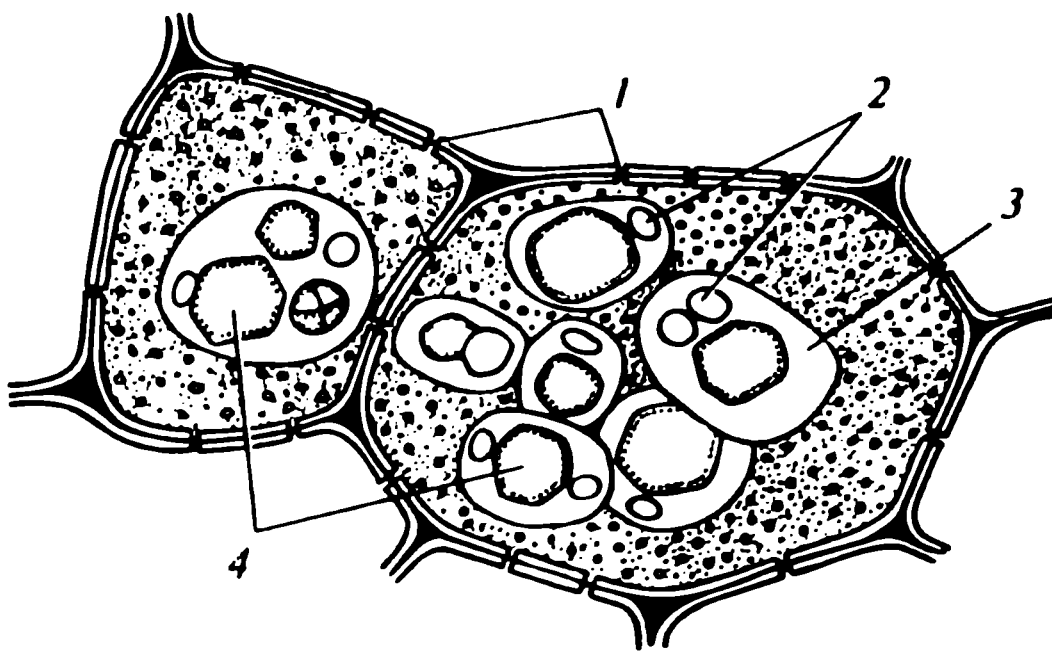


Рис. 1.12. Сложные алейроновые зерна:

1 — поры в оболочке; 2 — глобоиды; 4 — кристаллоиды, погруженные в аморфную белковую массу (3)

сталлами оксалата кальция (характерны для семян зонтичных и винограда).

Запасные липиды обычно располагаются в гиалоплазме в виде капель; они встречаются почти во всех растительных клетках. Это основной тип запасных питательных веществ большинства растений; наиболее богаты ими семена и плоды. Жиры — наиболее калорийное запасное вещество. Например, в семенах подсолнечника, сои или арахиса растительное масло составляет до 50 % массы сухого вещества. Масло клещевины (касторовое масло) используют в медицине, масло подсолнечника, сои и арахиса — в пищевой промышленности.

Реактивом на жироподобные вещества является судан III, окрашивающий их в оранжевый цвет.

Углеводы в виде растворимых в воде сахаров (глюкозы, фруктозы, сахарозы) и нерастворимых в воде полисахаридов (целлюлозы, крахмала) входят в состав каждой клетки. В клетке углеводы играют роль источника энергии для реакций обмена веществ. Сахара, связываясь с другими биологическими веществами клетки, образуют гликозиды, а полисахариды — гликопротеины.

Состав углеводов растительной клетки значительно шире, чем у животных клеток, за счет разнообразного состава полисахаридов клеточной оболочки и сахаров клеточного сока вакуолей.

Главнейшим и наиболее распространенным *запасным углеводом* является полисахарид *крахмал*. Первичный ассимиляционный крахмал образуется в хлоропластах. Ночью, при прекращении фотосинтеза, крахмал гидролизруется до сахаров и транспортируется в запасные ткани — клубни, луковицы, корневища. Там в

особых типах лейкопластов — амилопластах — часть сахаров откладывается в виде зерен вторичного крахмала.

Крахмальные зерна (рис. 1.13) имеют слоистость, которая объясняется различным содержанием воды, обусловленным неравномерным поступлением крахмала в течение суток.

В темных слоях воды больше, чем в светлых. Если же имеется один центр крахмалообразования в центре амилопласта, то такое зерно называют *простым концентрическим*, если центр смещен — *простым эксцентрическим*.

При наличии нескольких крахмалообразующих центров зерно называют *сложным*. У *полусложных зерен* новые слои откладываются вокруг нескольких крахмалообразующих центров, а затем формируются общие слои и покрывают крахмалообразующие центры (см. рис. 1.13). Реактивом на крахмал является раствор йода, дающий синее окрашивание.

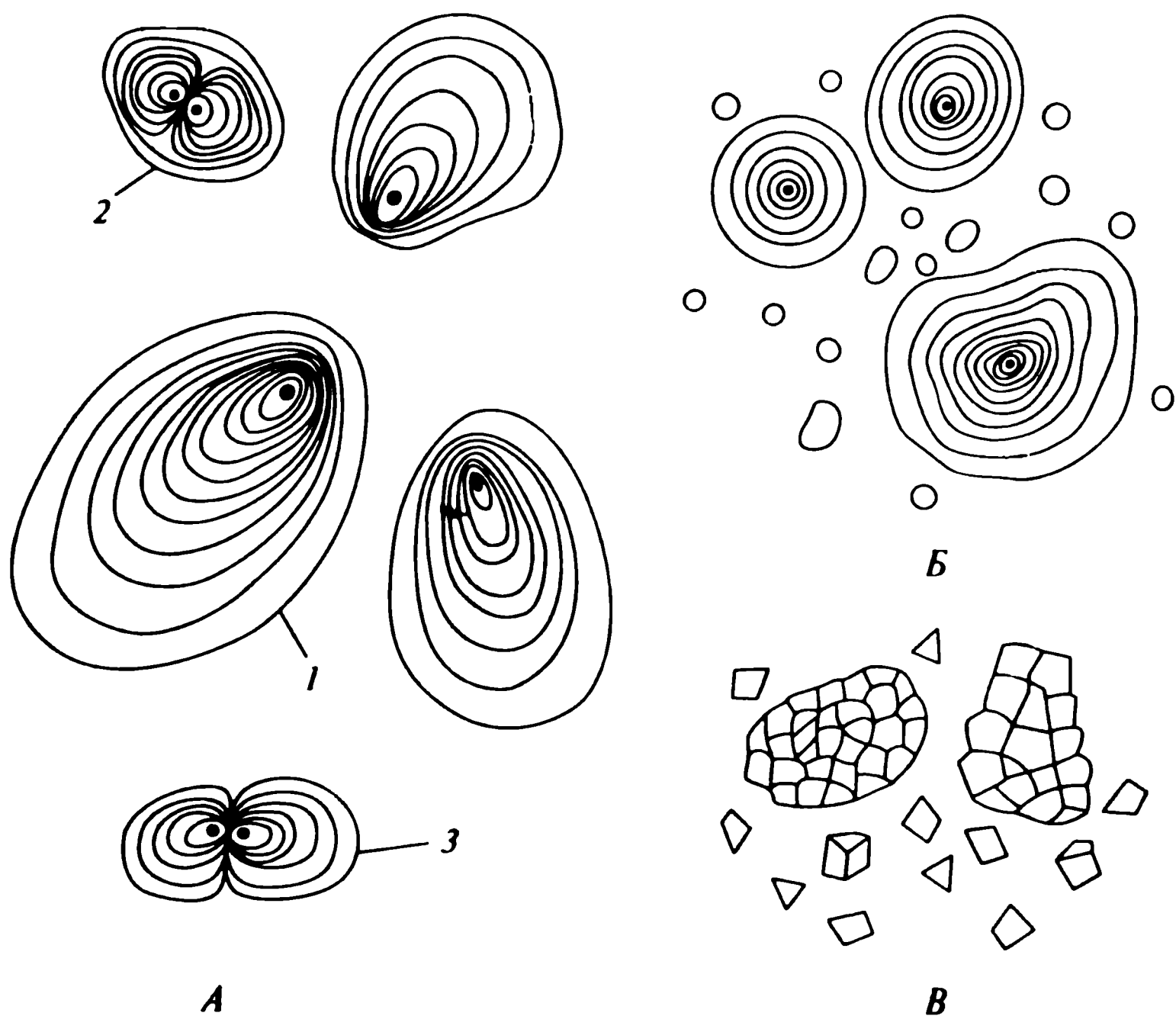


Рис. 1.13. Крахмальные зерна картофеля (А), пшеницы (Б), овса (В):
1 — простое зерно; 2 — полусложное; 3 — сложное

Экскреторные вещества (продукты вторичного обмена)

К клеточным включениям относятся и экскреторные вещества, например **кристаллы оксалата кальция** (одиночные кристаллы; *рафиды* — игольчатые кристаллы; *друзы* — сrostки кристаллов; *кристаллический песок* — скопление множества мелких кристаллов) (рис. 1.14). Реже кристаллы состоят из карбоната кальция, или кремнезема (*цистолиты*) (рис. 1.15). Цистолиты откладываются на клеточной стенке, вдающейся внутрь клетки в виде гроздьев винограда, и характерны для представителей семейств крапивных и тутовых.

В отличие от животных растения не имеют развитых органов выделения, выводящих избытки солей вместе с мочой. Поэтому считается, что кристаллы оксалата кальция являются конечным продуктом метаболизма протопласта, образующимся как приспособление для выведения из обмена излишков кальция. Как правило, эти кристаллы накапливаются в органах, которые растение периодически сбрасывают (листья, кора).

Эфирные масла концентрируются в листьях (мята, лаванда, шалфей), цветках (шиповник), плодах (цитрусовые) и семенах растений (укроп, анис). Эфирные масла не принимают участия в обмене веществ, но их широко используют в парфюмерии (розовое и жасминное масло), пищевой промышленности (анисовое, укропное) и медицине (мятное и эвкалиптовое). Резервуарами для скопления эфирных масел могут быть железки (мята), лизигенные вместилища (апельсин), железистые волоски (герань).

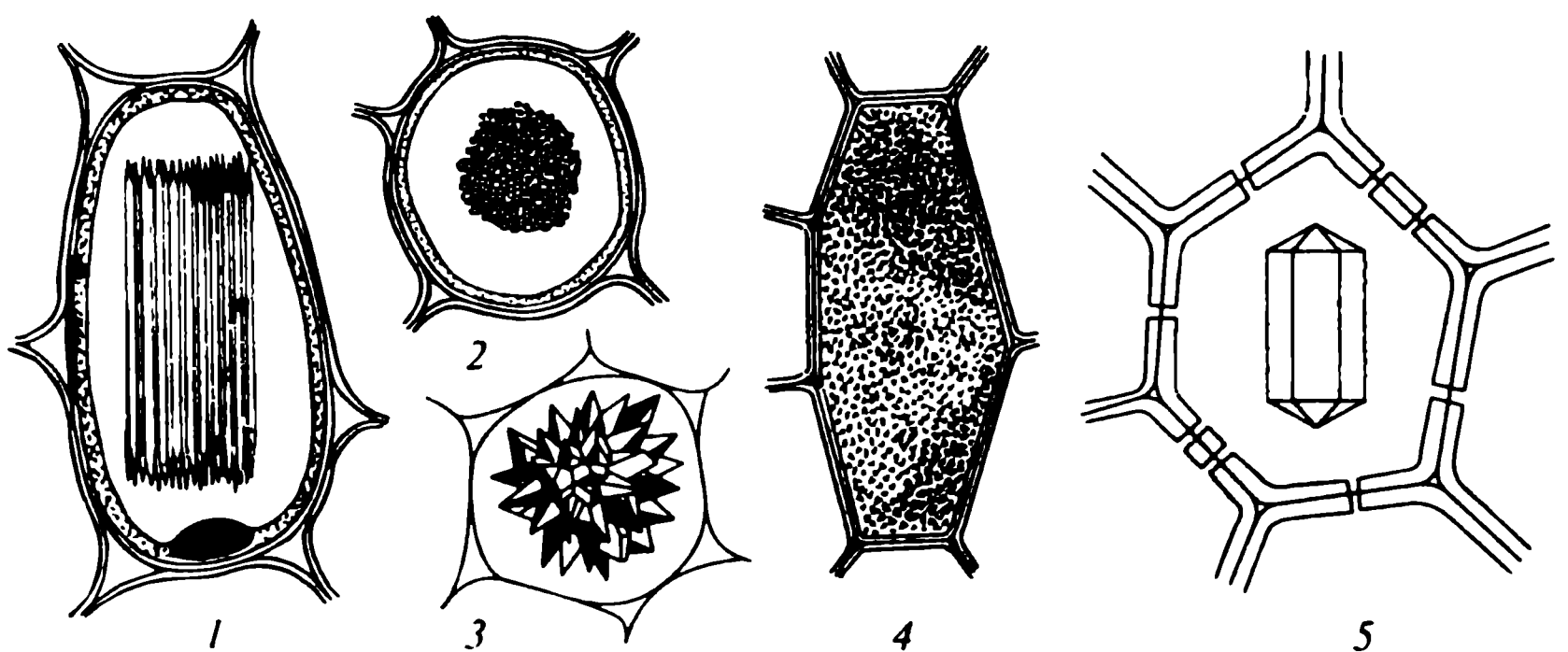
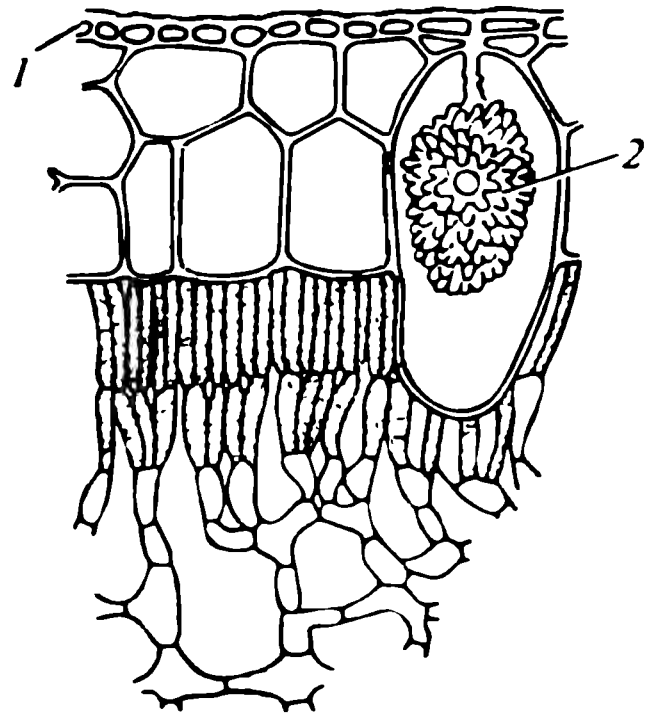


Рис. 1.14. Формы кристаллов оксалата кальция в клетках:

1, 2 — рафида (недотрога) (1 — вид сбоку, 2 — на поперечном срезе); 3 — друза (опунция); 4 — кристаллический песок (картофель); 5 — одиночный кристалл (ваниль)

Рис. 1.15. Цистолит (на поперечном срезе листа фикуса):

1 — кожица листа; 2 — цистолит



Смолы — это комплексные соединения, образующиеся в процессе нормальной жизнедеятельности или в результате разрушения тканей. Они образуются эпителиальными клетками, выстилающими смоляные ходы, как побочный продукт обмена веществ, часто с эфирными маслами. Могут накапливаться в клеточном соке, в цитоплазме в виде капель или вместилищах. Они нерастворимы в воде, непроницаемы для микроорганизмов и благодаря своим антисептическим свойствам повышают сопротивляемость растений к болезням. Применяются смолы в медицине, а также при изготовлении красок, лаков и смазочных масел. В современной промышленности заменяются синтетическими материалами.

Клеточная стенка

Жесткая клеточная стенка (оболочка), окружающая растительную клетку, состоит из целлюлозных микрофибрилл, погруженных в матрикс, в состав которого входят другие сложные полисахариды — гемицеллюлозы и пектиновые вещества. Клеточная стенка обеспечивает сохранение формы клетки, ее механическую опору и защиту протопласта. При этом клеточная стенка способна к растяжению. Являясь продуктом жизнедеятельности протопласта, стенка может расти только в контакте с ним. Через клеточную стенку происходит передвижение воды и минеральных солей, но для высокомолекулярных веществ она полностью или частично непроницаема. При отмирании протопласта стенка может продолжать выполнять функцию проведения воды.

Наличие клеточной стенки больше всех других признаков отличает растительные клетки от животных. Не так давно клеточную стенку считали внешним, неактивным продуктом протопласта. Теперь установлено, что она играет существенную роль в поглощении, транспорте и выделении веществ.

Архитектуру клеточной стенки в значительной степени определяет *целлюлоза*. Мономером целлюлозы является глюкоза. Пучки молекулы целлюлозы формируют мицеллы, которые объединяются в более крупные пучки — микрофибриллы. Микрофибриллы перевиваются и образуют тонкие нити, которые могут

Таблица 1.4. Характерные изменения вторичной клеточной стенки

Изменение	Вещества, вызывающие изменения	Реактив	Результат реакции
Наслаивание целлюлозы	Целлюлоза	Хлор-цинк-йод	Сине-фиолетовое окрашивание
Кутинизация	Кутин	Судан III	Оранжевое окрашивание
Одревеснение	Лигнин	Флороглюцин и концентр. соляная кислота	Красно-малиновое окрашивание
Опробковение	Суберин	Судан III	Оранжевое окрашивание
Минерализация	Кремнезем, соли Ca, Mg и др.	Сжигание	Минеральный остаток
Ослизнение	Углеводы — слизи, камеди	Вода	Набухание

обматываться одна вокруг другой, как пряди в канате. Каждый такой «канат», или фибрилла, имеет прочность, равную стальной проволоке такой же толщины. Реактивом на целлюлозу является Cl-Zn-I (хлор-цинк-йод), дающий сине-фиолетовое окрашивание.

Целлюлозный каркас клеточной оболочки заполнен нецеллюлозными молекулами матрикса. В состав матрикса входят: полисахариды, называемые *гемицеллюлозами*; *пектиновые* вещества (пектин), очень близкие к гемицеллюлозам, и *гликопротеиды*. Пектиновые вещества, сливаясь между соседними клетками, образуют *срединную пластинку*. Срединная пластинка располагается между первичными оболочками соседних клеток. При растворении или разрушении срединной пластинки, происходящих в мякоти созревших плодов, происходит процесс, называемый *мацерацией*. Естественную мацерацию можно наблюдать у многих перезрелых плодов (арбуз, дыня, персик). Искусственную мацерацию, происходящую при обработке тканей щелочью или кислотой, используют для приготовления различных анатомических и гистологических препаратов.

Клеточная стенка в процессе мацерации может подвергаться различным видоизменениям — *одревеснению*, *опробковению*, *ослизнению*, *кутинизации*, *минерализации* (табл. 1.4).

Одревеснение клеточной стенки связано с внедрением между молекулами целлюлозы *лигнина*. Это самый распространенный после целлюлозы полимер растительных клеток. Лигнин увеличивает жесткость оболочки, вызывая *одревеснение* клеточных стенок,

и обычно содержится в клетках, выполняющих опорную или механическую функцию. Реактив HCl + флороглюцин на лигнин дает красно-малиновое окрашивание.

Кутин, суберин и воск — жироподобные вещества. Кутин и воск обычно откладываются на поверхности клеток эпидермы. Кутиновая пленка образует *кутикулу*. *Суберин* пропитывает клеточные стенки вторичной покровной ткани, вызывая *опробковение*. В момент завершения опробковения протопласт клетки разрушается, а клеточная стенка пробки становится непроницаемой для воды и газов. Кутин и суберин встречаются в комбинации с восками; они предотвращают чрезмерную потерю воды растением и проникновение в его клетки различных бактерий и грибов.

Клеточные стенки могут пропитываться оксалатом кальция и кремнеземом, что придает им твердость и хрупкость и приводит к их *минерализации*. Отложение кремнезема характерно для стеблей и боковых побегов хвощей, стеблей злаков и осок.

Клеточные стенки кожуры семян (льна) способны к *ослизнению*. Это происходит за счет превращения *целлюлозы* и *пектина* в *слизи* и *камеди*, которые, будучи полимерами, могут сильно набухать при соприкосновении с водой. Слизь удерживают влагу, защищая семена от высыхания, и закрепляют их на определенном месте, склеивая с частицами почвы. Например, у стеблей вишни выделение слизи и камеди наблюдается из пораненных участков. Камедь при этом выделяется в виде наплывов (вишневого клея), а процесс называют *гуммузом*.

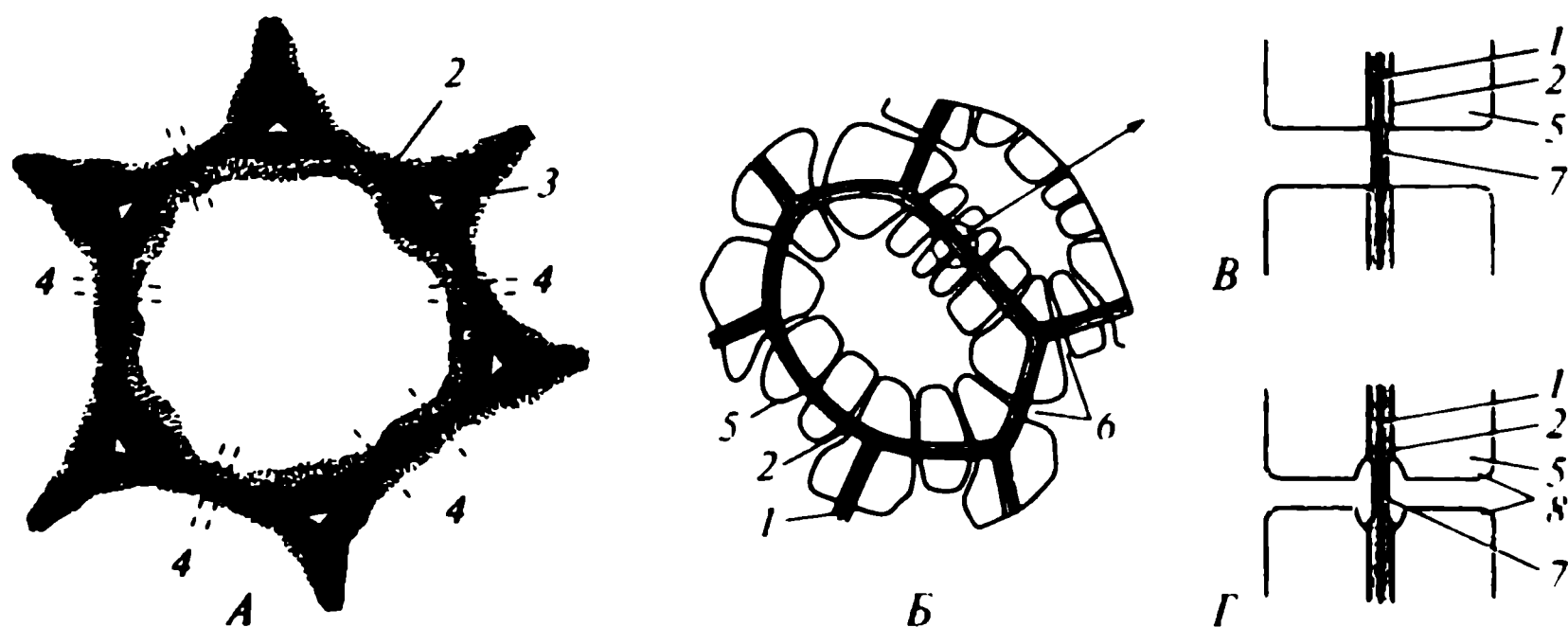


Рис. 1.16. Первичные поровые поля, поры и плазмодесмы.

А — паренхимная клетка с первичной оболочкой и первичными поровыми полями; *Б* — клетки со вторичными оболочками и многочисленными порами; *В* — пара простых пор; *Г* — пара окаймленных пор; 1 — срединная пластинка; 2 — первичная оболочка; 3 — межклеточное пространство; 4 — плазмодесмы в первичном поровом поле; 5 — вторичная оболочка; 6 — поры; 7 — поровая мембрана; 8 — окаймление

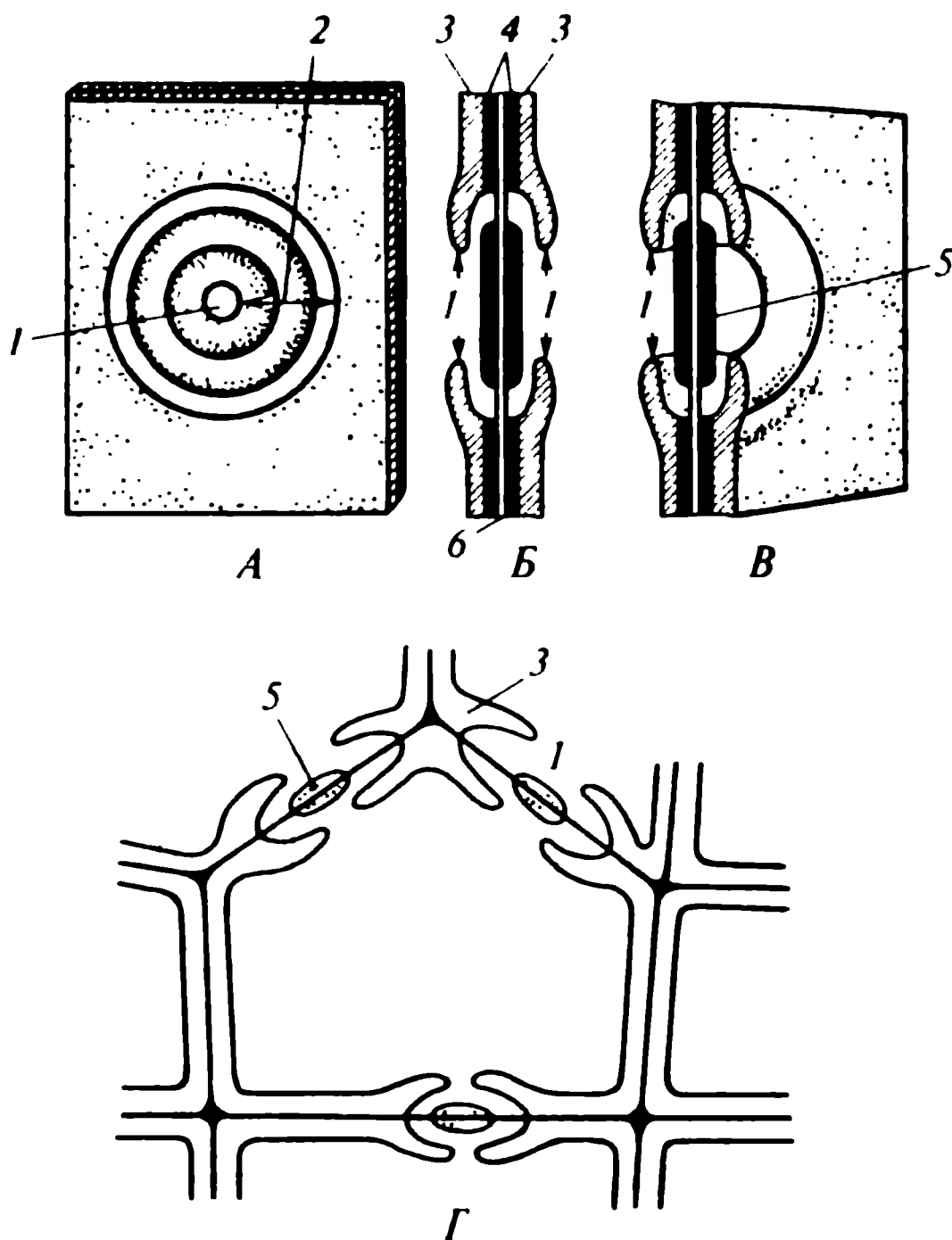


Рис. 1.17. Строение окаймленных пор (в трахеидах хвойных):

А — схема поры в плане; *Б* — поперечный срез; *В* — объемное изображение; *Г* — поперечный срез трахеиды сосны с окаймленными порами; 1 — внутреннее отверстие поры, упирающееся в полость клетки; 2 — наружное отверстие поры, упирающееся в первичную оболочку; 3 — вторичная оболочка; 4 — первичная оболочка; 5 — торус; 6 — срединная пластинка

При образовании клетки в процессе митоза формируется *первичная клеточная стенка*. Первичные клеточные стенки не одинаковы по толщине на всем своем протяжении, а имеют тонкие участки, которые называются *первичными поровыми полями*. В них имеются отверстия, через которые проходят тяжи цитоплазмы — *плазмодесмы*, соединяющие протопласты соседних клеток (рис. 1.16, *А*).

У некоторых клеток протопласт откладывает на внутреннюю поверхность первичной оболочки еще один слой — *вторичную клеточную стенку* (рис. 1.16, *Б*). На первичных поровых полях вторичная оболочка не откладывается. Таким образом, во вторичной оболочке образуется *пора*. Поры двух контактирующих клеток лежат друг против друга. В клетках, имеющих вторичные оболочки, существуют два типа пор: *простые* (рис. 1.16, *В*) и *окаймленные* (рис. 1.16, *Г*). Вторичная оболочка в окаймленных

порах нависает над порой, и внутри, на первичной оболочке, имеется утолщение — *торус*, который регулирует движение жидкости в соседние клетки (рис. 1.17). В простых порах диаметр порового канала одинаков по всей длине.

Такие оболочки нужны специализированным клеткам, выполняющим механическую и проводящую функции. После отложения вторичной оболочки и ее одревеснения протопласт клеток разрушается. Обычный компонент вторичных оболочек клеток древесины (ксилемы) и склеренхимы — *лигнин*.

Отличия растительной клетки от животной

Перечислим основные особенности строения растительной клетки, отличающие ее от клетки животной.

1. Наличие прочной целлюлозной оболочки — клеточной стенки, представляющей собой видоизмененный гликокаликс. Наружный слой плазмалеммы животных клеток представлен гликокаликсом, состоящим из белков или липидов, связанных с олигосахаридными цепями.

2. Автотрофность и наличие пластид.

3. Наличие крупной центральной вакуоли (как правило).

4. Рост — путем растяжения (в основном за счет увеличения объема вакуоли).

5. У высших растений отсутствуют центриоли, участвующие в делении клетки, роль которых выполняют отдельные микротрубочки.

6. Способность растений к неограниченному или очень продолжительному росту.

7. Как правило, все клетки высших растений лишены подвижности, свойственной животным, т.е. они не перемещаются в пространстве. Лишь среди зеленых водорослей встречается много подвижных форм. Однако растениям свойственны особые медленные движения: *настии*, *нутации*, *тропизмы* (см. гл. 10).

ДЕЛЕНИЕ ЭУКАРИОТИЧЕСКИХ КЛЕТОК

Жизненный (митотический) цикл клетки — существование клетки от деления до следующего деления или смерти. Цикл клетки складывается из трех главных стадий: 1) *интерфазы*, в которой происходят активный рост и функционирование клеток (подготовка их к делению); 2) *деления ядра*; 3) *цитокинеза* — процесса разделения цитоплазмы между дочерними клетками.

Деление, при котором сохраняется идентичность хромосомного набора материнской и дочерних клеток, называется *митозом*.

Митоз — это основной способ деления соматических клеток. Так, из одной материнской клетки с набором $2n4c$ образуются две дочерные с набором $2n2c$ (n — гаплоидный набор; $2n$ — диплоидный набор; c — количество молекул ДНК в хромосомах). Однако в митоз могут вступать и гаплоидные клетки. Например, у голосеменных и покрытосеменных растений митоз наблюдается при образовании половых клеток.

Деление, при котором происходит редукция хромосомного набора (от диплоидного к гаплоидному), называется *мейозом*. Он наблюдается у растений при образовании спор. Так, из одной диплоидной клетки ($2n4c$) образуются четыре с гаплоидным набором (nc).

Интерфаза

Интерфаза перед митозом и мейозом складывается из трех периодов (рис. 1.18): предсинтетического (G_1), синтетического (S) и постсинтетического (G_2):

G_1 -период — синтез всех видов РНК, синтез белка, рост клетки;
 S -период — редупликация молекул ДНК. Число ДНК в каждой хромосоме удваивается, но плоидность хромосомного набора (число хромосом в ядре) не меняется. Синтезируются гистоновые белки.

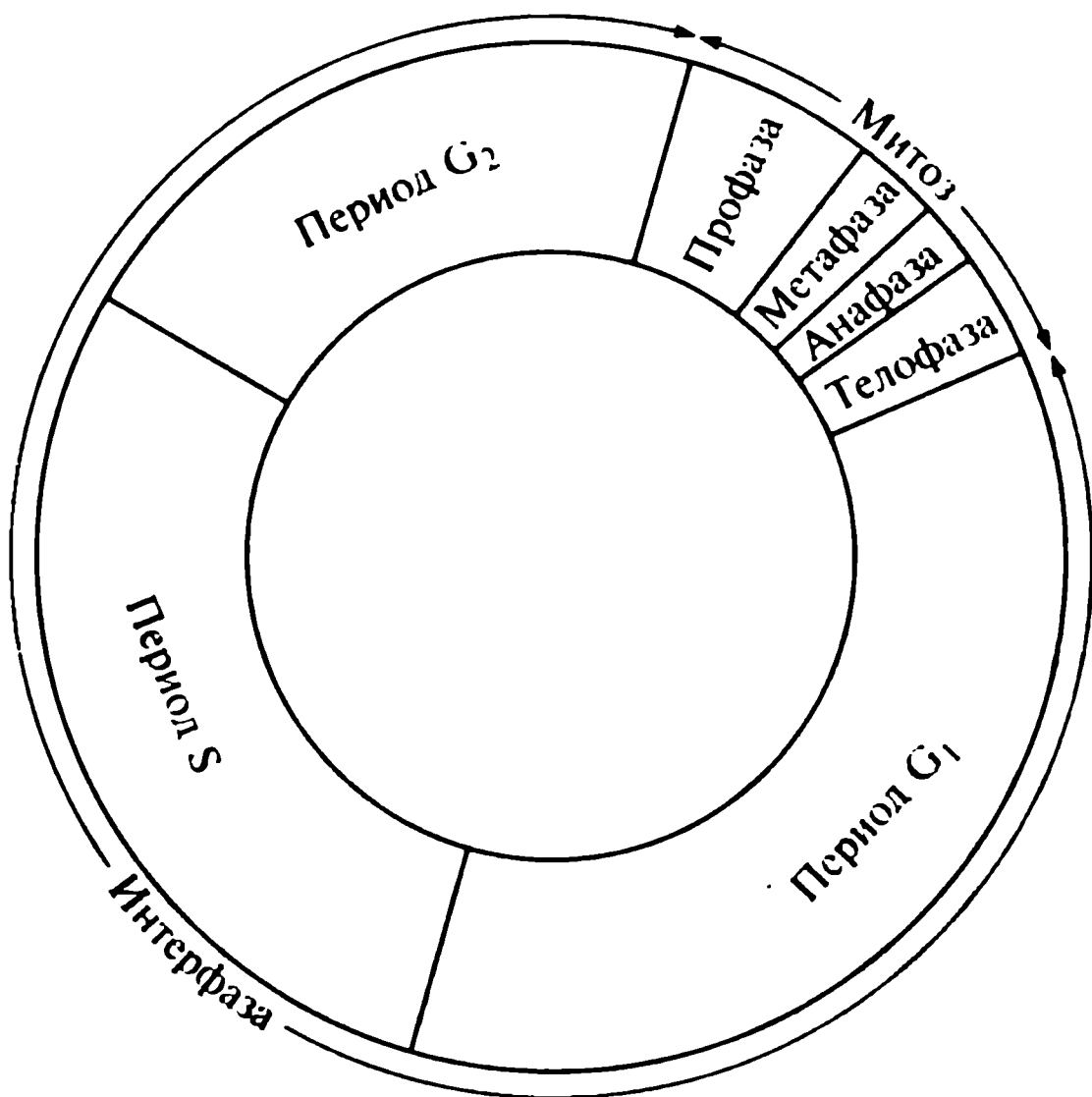


Рис. 1.18. Периоды интерфазы

G₂-период — продолжение синтеза белка, накопление энергии, удвоение числа клеточных органелл.

Продолжительность митотического цикла различна. Так, у одноклеточных эукариот он может варьировать от 0,5 ч до 2—3 суток. У многоклеточных (например, у вики посевной) — 15 суток, у бобов — около 2 суток.

Деление клетки подразделяется на процессы, происходящие в ядре — *кариокинез* (деление ядра) и в цитоплазме — *цитокинез* (деление цитоплазмы).

Митоз

Митоз подразделяют на четыре фазы: профаза, метафаза, анафаза, телофаза.

Профаза — самая длительная фаза митоза. Она включает следующие процессы: спирализацию и укорочение ДНК хромосом; исчезновение ядрышка и распад ядерной оболочки; формирование ахроматинового веретена, или веретена деления, состоящего из пучков микротрубочек, идущих от полюсов клетки. В результате этих преобразований в конце профазы каждая хромосома состоит из двух хроматид (двух молекул ДНК — 2с), скрепленных центромерой.

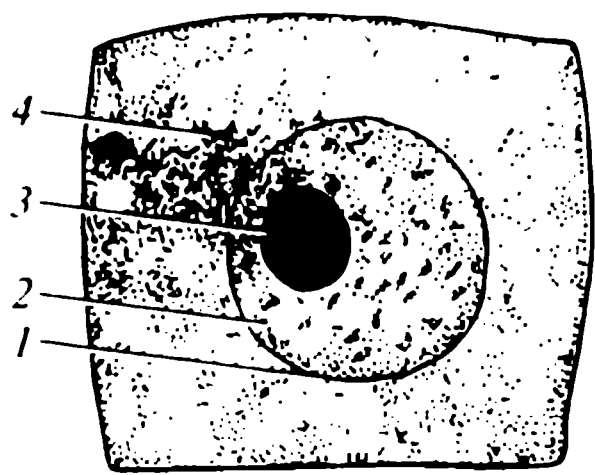
Метафаза — хромосомы располагаются на экваторе клетки. Происходит продольное расщепление хромосом на две хроматиды. Плечи хроматид продольно расходятся, но они остаются скрепленными центромерой.

Анафаза — происходит деление центромер надвое. Хроматиды расходятся к полюсам клетки за счет сокращения ахроматинового веретена. В результате на каждом полюсе сохраняется тот же набор хромосом (2n), но все они теперь состоят из одной хроматиды (2n2с), а во всей клетке находятся два диплоидных набора (4n4с).

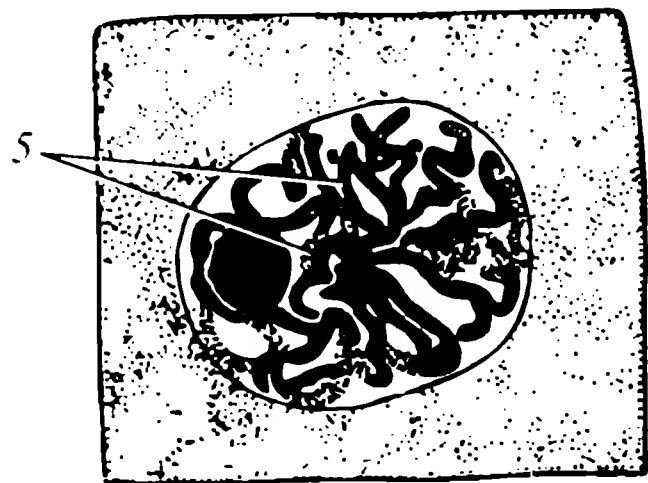
Телофаза — фаза, обратная профазе: идет деспирализация хромосом, они становятся плохо видимыми. Формируются ядрышко и ядерная оболочка вокруг хромосом на каждом полюсе. Веретено деления исчезает.

Цитокинез

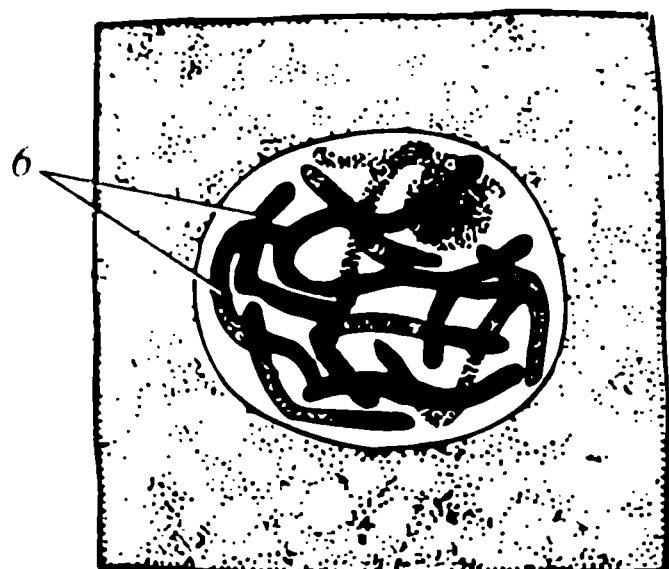
В процессе *цитокинеза* происходит формирование клеточной пластинки в экваториальной плоскости после образования двух ядер. Между ядрами образуется бочкообразная система волокон, состоящая из микротрубочек, называемая *фрагмопластом*. В экваториальной плоскости фрагмопласта появляются пузырьки Гольджи, содержащие пектиновые вещества. Из них формируется сре-



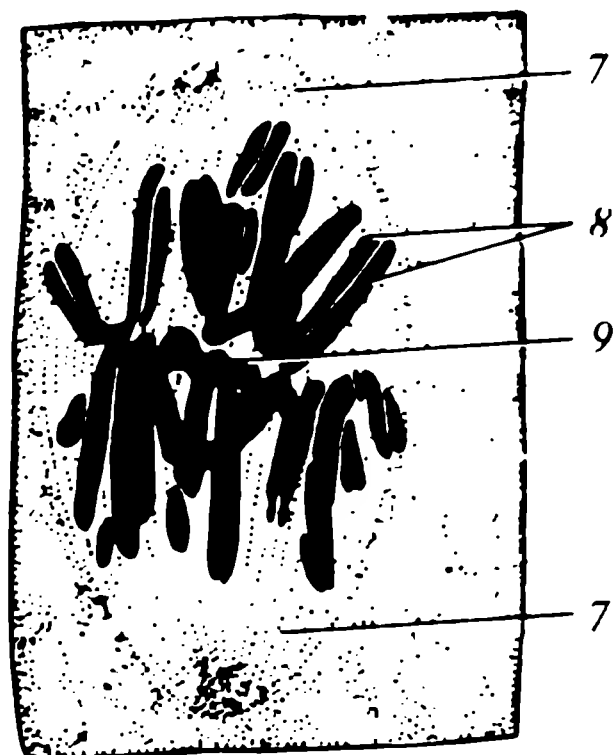
A



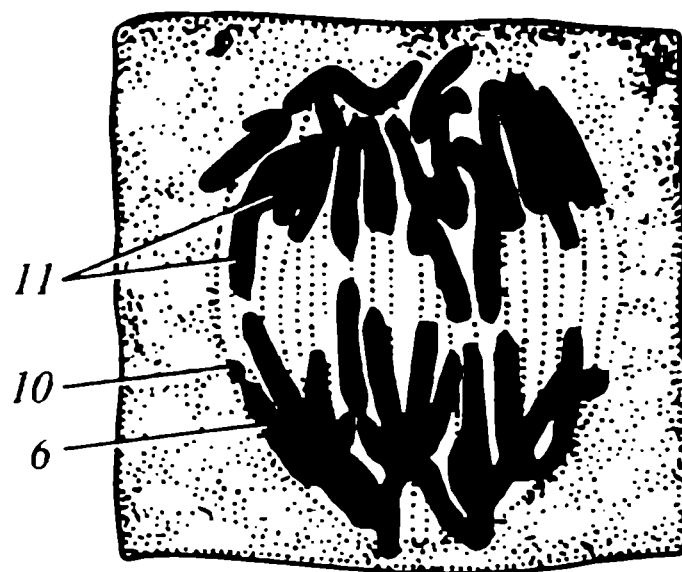
Б



В



Г



Д

Рис. 1.19. Митоз и цитокinesis

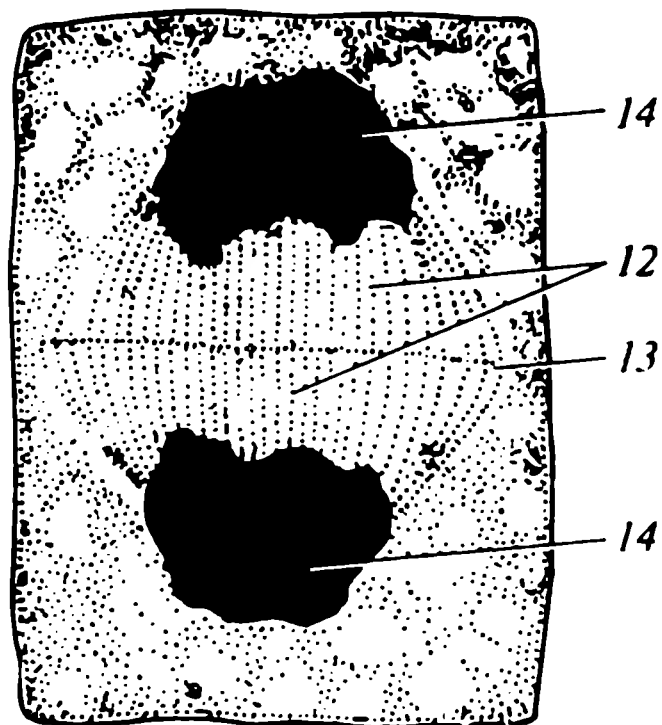
A — ядро в интерфазе; *Б* — ранняя и *В* — поздняя профазы; *Г* — метафаза; *Д* — анафаза; 1 — ядерная мембрана; 2 — карнолимфа; 3 — ядрышко; 4 — цитоплазма; 5 — хроматиды; 9 — центромера; 10 — спутник; 11 — плечи хромосом; 12 — фрагмопласт.

динная пластинка, а мембраны пузырьков идут на построение плазматической мембраны по обеим сторонам клетки. Каждый протопласт откладывает над срединной пластинкой первичную оболочку (рис. 1.19).

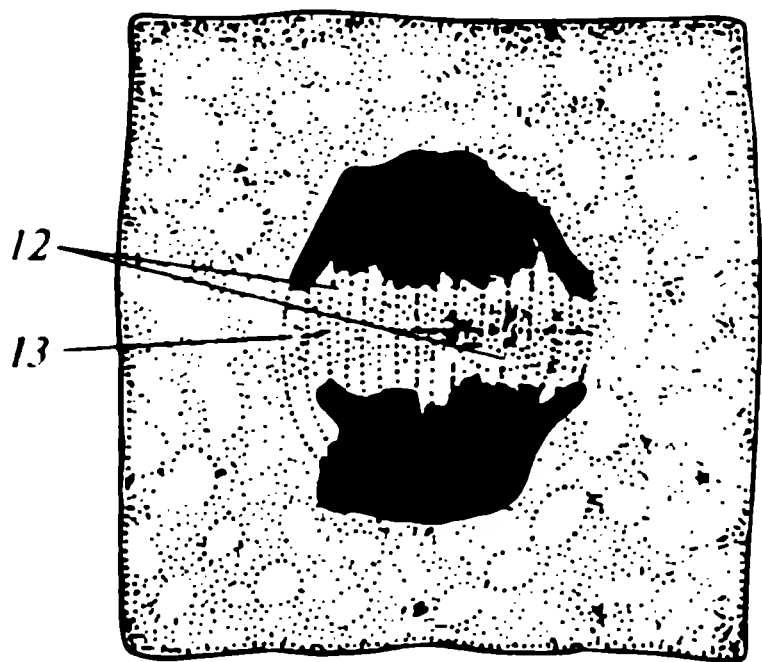
Биологическое значение митоза заключается в передаче дочерним клеткам идентичной генетической информации родительской клетки. Кроме того, митоз обеспечивает рост и регенерацию тканей.



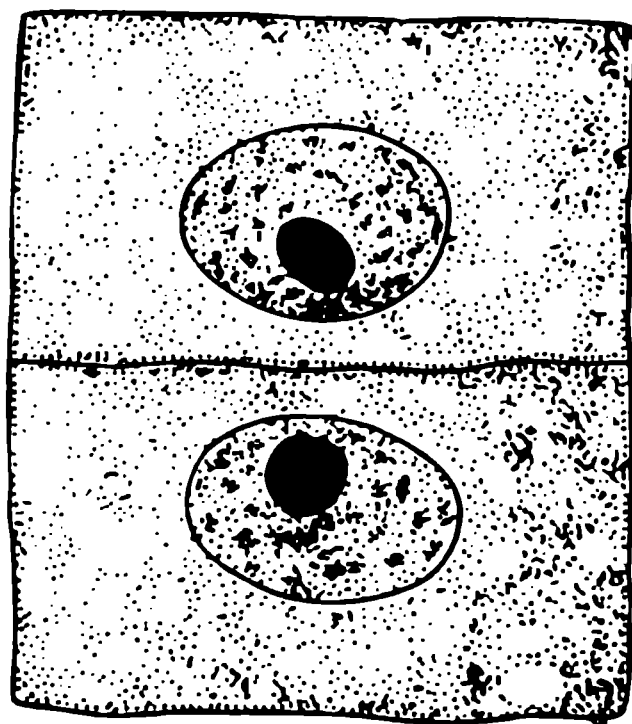
E



3



Ж



И

в растительных клетках (корня лука):

ранняя анафаза; *E* — поздняя анафаза; *Ж*, 3 — телофазы; *И* — сестринские клет-
хроматиновая нить; 6 — хромосомы; 7 — ахроматиновое веретено; 8 — хромати-
13 — закладывающаяся пектиновая перегородка; 14 — формирующееся ядро

Мейоз

Мейоз был открыт в 1885 г. В. И. Беляевым. В мейоз вступают только диплоидные клетки. При половом процессе происходит слияние гаплоидных ядер двух клеток и хромосомный набор становится диплоидным ($2n$). Задачей мейоза является восстановление гаплоидного набора в ядрах половых клеток. Если бы этого не про-

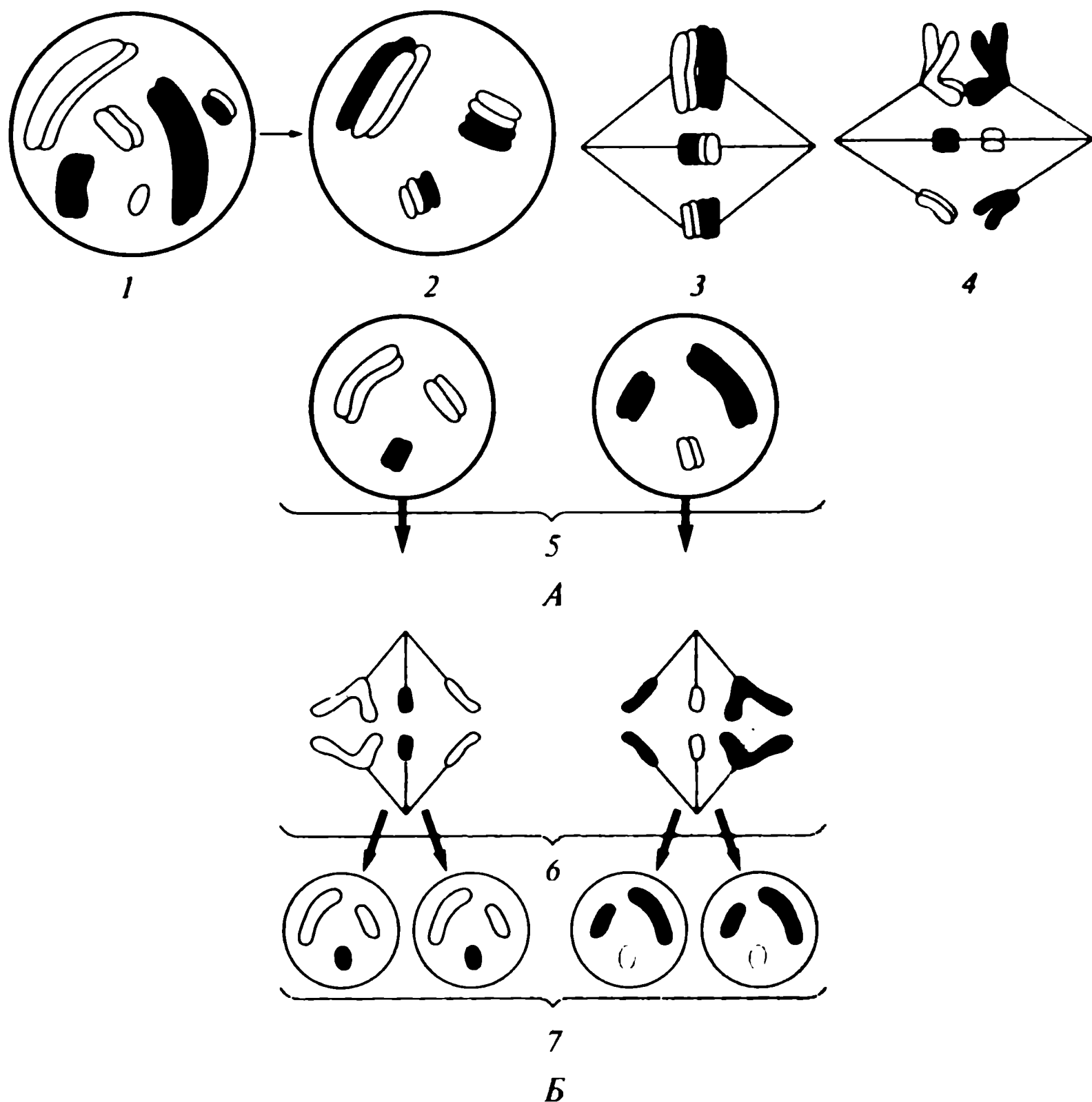


Рис. 1.20. Схема мейоза:

А — первое мейотическое (редукционное) деление (1, 2 — профаза I; 3 — метафаза I; 4 — анафаза I; 5 — телофаза I); *Б* — второе мейотическое деление (6 — анафаза II; 7 — телофаза II)

исходило, то при повторении полового процесса из поколения в поколение число хромосом все время увеличивалось бы.

Мейоз состоит из двух последовательных делений ядра: первого и второго (мейотического). Первое деление называется *редукционным*, а второе деление, протекающее по схеме митоза, — *эквационным* (рис. 1.20).

ПЕРВОЕ МЕЙОТИЧЕСКОЕ (РЕДУКЦИОННОЕ) ДЕЛЕНИЕ

Первое мейотическое деление включает 4 фазы.

Профаза I — самая длительная по времени фаза, протекающая от нескольких часов до нескольких недель. Хромосомы спи-

рализуются и становятся видимыми. Гомологичные хромосомы сближаются (конъюгируют) по всей длине и образуют пару — *бивалент*. В бивалентах происходит обмен участками гомологичных хромосом — *кроссинговер*, что приводит к обмену генетической информацией между хромосомами. К концу профазы исчезают ядрышко и ядерная оболочка, формируется ахроматиновое веретено.

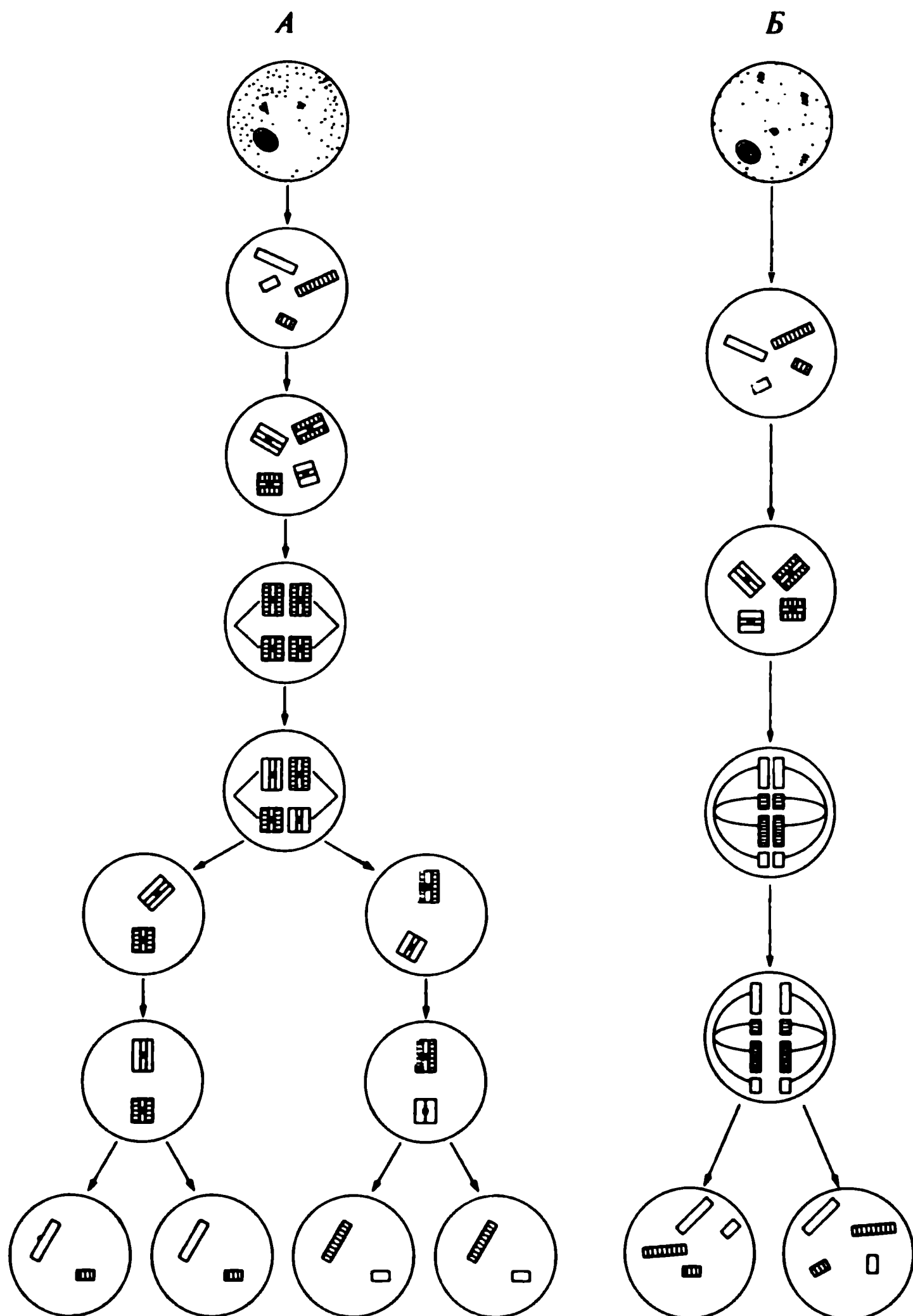


Рис. 1.21. Сравнительные схемы мейоза (А) и митоза (Б)

Метафаза I — биваленты выстраиваются в экваториальной плоскости. Сестринские хроматиды скреплены центромерами, но их плечи продольно расходятся. Несестринские хромосомы в нескольких точках — *хиазмах* (от греч. *хиазма* — перекрест).

Анафаза I — ахроматиновые нити отделяют по одному мономеру и подтягивают к полюсу по одной хромосоме, состоящей из двух хроматид. На каждом полюсе образуется гаплоидный набор ($n2c$), т.е. в анафазе I происходит *редукция хромосомного набора*.

Телофаза I — кратковременна; ее составляют деспирализация хромосом и формирование ядра.

ВТОРОЕ МЕЙОТИЧЕСКОЕ ДЕЛЕНИЕ

Второе мейотическое деление следует за первым, минуя S-период. Профаза II, метафаза II, телофаза II протекают по схеме митоза. В *анафазе II*, в отличие от митоза, центромеры делятся надвое, и к полюсам *расходятся хроматиды*. Теперь на каждом полюсе формируются хроматиды, а не хромосомы, и набор становится (nc). Из двух гаплоидных ядер ($n2c$) формируются четыре (nc), и далее наступает цитокинез.

Значение мейоза велико: кроме редукции хромосомного набора в половых клетках за счет рекомбинации хромосом в анафазе I и процесса кроссинговера достигается генетическое разнообразие (рис. 1.21).

Глава 2

РАСТИТЕЛЬНЫЕ ТКАНИ

КЛАССИФИКАЦИЯ ТКАНЕЙ

Царство растения состоит из одноклеточных и многоклеточных организмов.

Если это одноклеточный организм, то в его единственной клетке происходят все процессы жизнедеятельности; в многоклеточном организме различные клетки объединяются в группы одинаково функционирующих клеток — ткани.

Ткани — это устойчивые, закономерно повторяющиеся комплексы клеток, сходные по происхождению, строению и приспособленные к выполнению одной или нескольких функций.

Растительные ткани делят на несколько групп в зависимости от основной функции.

1. *Образовательные ткани*, или *меристемы*, обладают способностью к делению и формированию всех прочих тканей.

2. *Основные ткани* составляют большую часть тела растения. Они бывают:

- 1) ассимиляционные (хлорофиллоносные);
- 2) запасающие;
- 3) дыхательные — *аэренхима*;
- 4) водоносные.

3. *Пограничные ткани*:

1) наружные (покровные) с преобладанием функций газообмена и транспирации (испарение воды), а также механической защиты от влияния внешней среды;

2) внутренние (*эндодерма*, *экзодерма*, обкладочные клетки сосудисто-волокнистых пучков) с преобладанием функций регуляции продвижения веществ (барьерная функция);

3) *ризодерма* — наружная ткань с преобладанием функций всасывания (покровно-всасывающая ткань корня).

4. *Выделительные ткани*:

1) наружные: а) железистые волоски; б) *гидатоды* — водяные устьица; в) нектарники;

2) внутренние: а) выделительные клетки с эфирными маслами, смолами, дубильными веществами; б) многоклеточныеместилища выделений, млечники.

5. *Механические ткани* (опорные, скелетные):

- 1) колленхима;
- 2) склеренхима.

6. *Проводящие ткани*:

- 1) ксилема (древесина) — ткань восходящего тока;
- 2) флоэма (луб) — ткань нисходящего тока.

В упрощенном варианте выделяют шесть типов тканей: **образовательные**, или **меристемы**, и **постоянные**: покровные, основные, механические, проводящие, выделительные.

Ткань называется *простой*, если все ее клетки одинаковы по форме и функциям (паренхима, склеренхима, колленхима). *Сложные* ткани (проводящие) состоят из клеток, неодинаковых по форме, внутреннему строению и функциям, но связанных общим происхождением (например, ксилема, образованная камбием).

Нередко внутри какой-либо специализированной ткани встречаются структуры, принадлежащие другой системе тканей. Так, в листьях часто встречаются вместилища эфирных масел, составляющие секреторную систему, или клетки с очень толстыми одревесневшими оболочками — склереиды, принадлежащие к механической системе растений. Такие структуры, отличающиеся от окружающей их ткани по строению и функции, называются *идиобластами* (рис. 2.1).

Существует также классификация тканей, основанная на их происхождении (онтогенетическая). По этой классификации ткани подразделяют на *первичные* и *вторичные*. Из первичной меристемы, находящейся на верхушке побега и в кончике корня, а так-

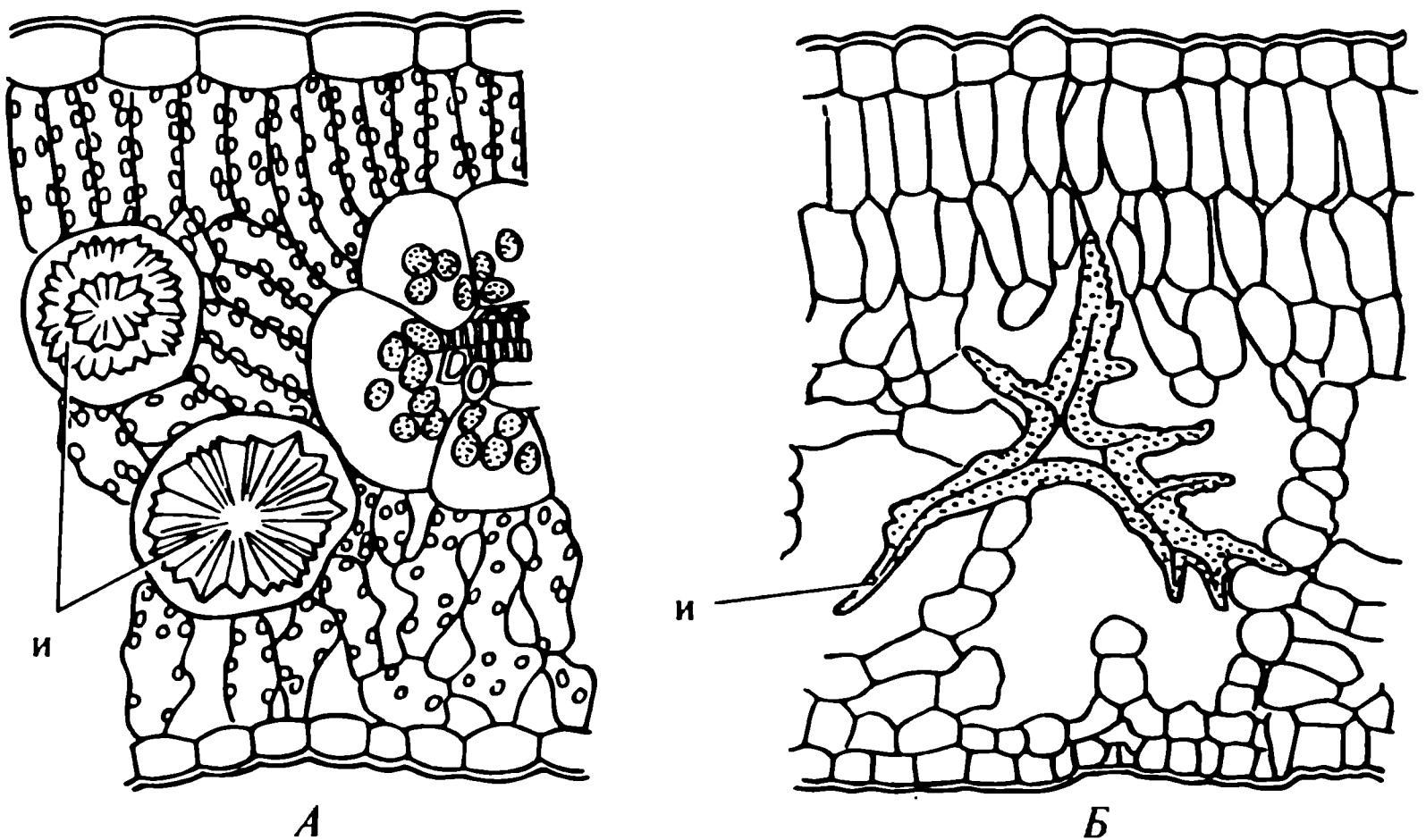


Рис. 2.1. Идиобласты (и):

А — друзы в листе ширицы; Б — астросклереида в листе троходендрона

же зародыша семени формируются *первичные постоянные ткани* (эпидерма, колленхима, склеренхима, ассимиляционная ткань, эпиблема). Клетки постоянных тканей не способны к дальнейшему делению. Из клеток специализированной меристемы — прокамбия — формируются *первичные проводящие ткани* (первичная ксилема, первичная флоэма).

Из вторичной меристемы — *камбия* — формируются *вторичные ткани*: вторичная ксилема, вторичная флоэма; из *феллогена*: пробка, феллодерма, чечевички, возникающие при утолщении стебля и корня. Вторичные ткани, как правило, встречаются у голосеменных и у двудольных покрытосеменных растений. Мощное развитие вторичных тканей — древесины и луба характерно для древесных растений.

ОБРАЗОВАТЕЛЬНЫЕ ТКАНИ

Образовательные ткани благодаря постоянному митотическому делению их клеток обеспечивают образование всех тканей растения, т.е. фактически формируют его тело. Любая клетка в своем развитии проходит 3 стадии: эмбриональную, роста и стадию дифференциации (т.е. приобретение клеткой определенной функции). По мере дифференциации зародыша первичная меристема сохраняется только на вершुшке будущего побега (в конусе нарастания) и на кончике корня — это апикальные (верхушечные) меристемы. Зародыш любого растения состоит из клеток меристемы. Клетки первичной меристемы имеют густую цитоплазму и крупные ядра, интенсивно делящиеся митозом. В гиалоплазме много диффузно разбросанных рибосом, пропластид, митохондрий и диктиосом. Вакуолей немного и они мелкие. Проводящие ткани образуются из меристемы, имеющей прозенхимную форму и крупные вакуоли, — прокамбия и камбия. Клетки прокамбия в поперечном сечении многоугольные, клетки камбия прямоугольные.

Таблица 2.1. Характеристика меристем

Месторасположение	Происхождение	
	первичное	вторичное
Верхушечные (апикальные)	Конусы нарастания побега и корня	—
Боковые (латеральные)	Прокамбий, перицикл	Камбий, феллоген, раневые меристемы
Вставочные (интеркалярные)	Меристема междоузлий (у злаков), верхушка цветоносов (сем. ирисовые, лилейные) и черешков листьев	—

Клетки, сохраняющие свои меристематические свойства, продолжают делиться, образуя все новые и новые клетки, называемые *инициалами*. Часть дочерних клеток дифференцируется, превращаясь в клетки различных тканей, они называются *производными инициалей*. Клетки инициалей могут делиться неопределенно много раз, а производные инициалей делятся один или несколько раз и превращаются в постоянные ткани.

По происхождению выделяют первичные и вторичные меристемы (табл. 2.1).

Первичные меристемы. Первичные меристемы происходят непосредственно из меристемы зародыша и обладают способностью к делению. По положению в растении первичные меристемы могут быть: *апикальными* (верхушечными) (рис. 1 цв. вкл.), *интеркалярными* (вставочными) и *латеральными* (боковыми).

Апикальные (верхушечные) — это такие меристемы, которые располагаются у взрослых растений на верхушках стеблей и кончиках корней и обеспечивают рост тела в длину. У стеблей в конусе нарастания выделяют два меристематических слоя: *тунику*, из которой образуются покровная ткань и периферическая часть первичной коры, и *корпус*, из которого образуются внутренняя часть первичной коры и центральный осевой цилиндр (рис. 2.2).

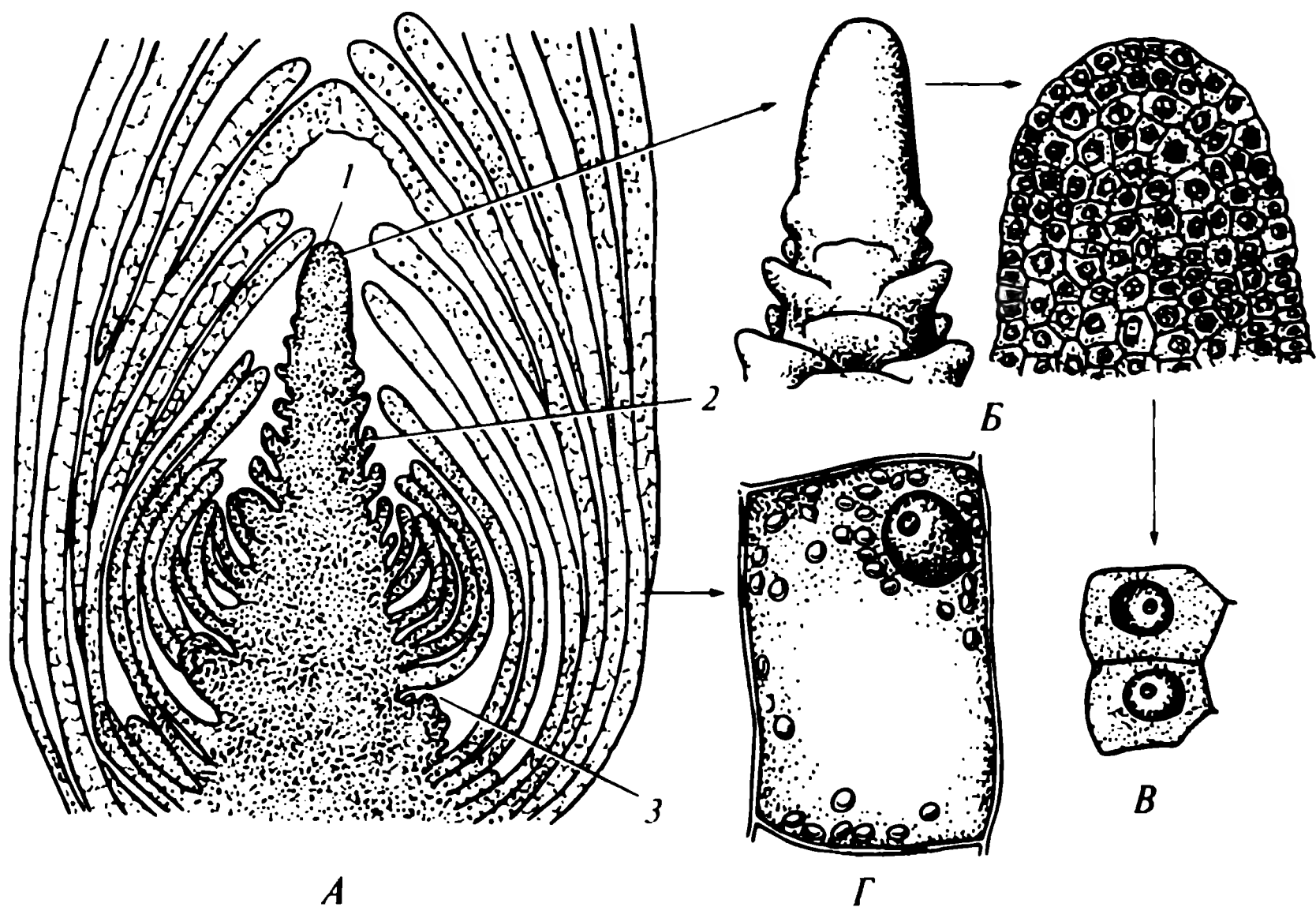
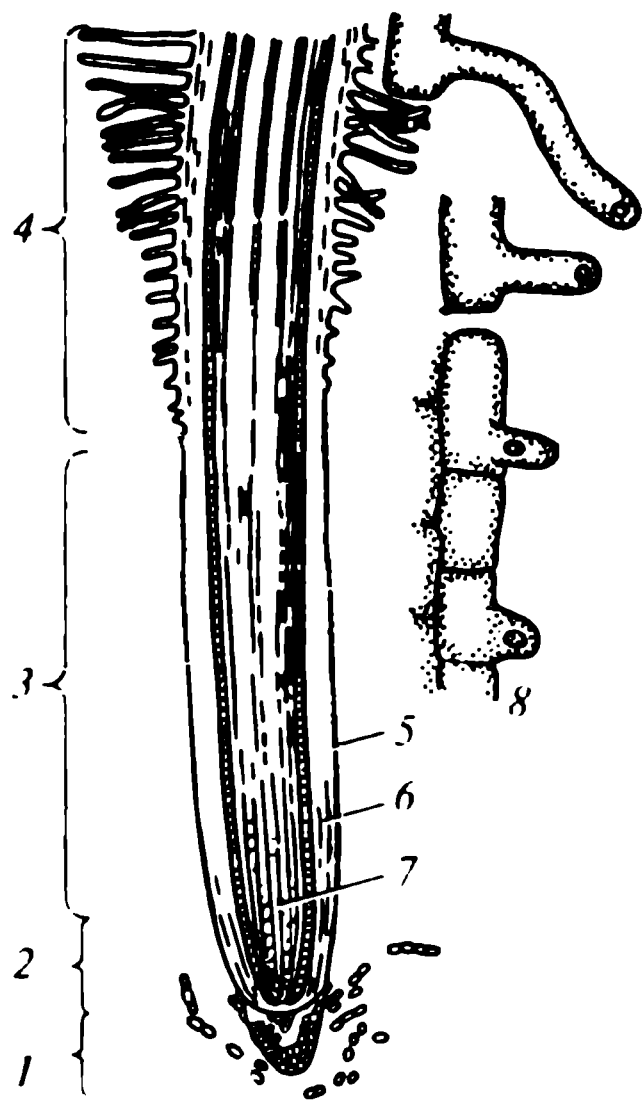


Рис. 2.2. Апикальные меристемы стебля:

А — продольный срез; Б — конус нарастания (внешний вид и продольный срез); В — клетки первичной меристемы; Г — паренхимная клетка сформировавшегося листа; 1 — конус нарастания; 2 — зачаток листа; 3 — бугорок пазушной почки

Рис. 2.3. Апикальные меристемы корня
(кончик корня проростка пшеницы):

1 — корневой чехлик; 2 — зона деления клеток; 3 — зона растяжения клеток; 4 — зона всасывания; 5 — дерматоген; 6 — периблема; 7 — плером; 8 — образование корневого волоска из клеток эпиблемы



В кончике корня различают три слоя: *дерматоген*, из которого образуется первичная покровно-всасывающая ткань — *ризодерма*; *периблема*, из которой развиваются ткани первичной коры, и *плером*, образующий ткани центрального осевого цилиндра (рис. 2.3).

Боковые (латеральные) меристемы по происхождению могут быть первичными и вторичными. На поперечном срезе осевых органов имеют вид колец. Примером первичной боковой меристемы являются прокамбий и перицикл. Из *прокамбия* формируются камбий и первичные элементы сосудисто-волокнистых пучков (первичная флоэма и первичная ксилема), при этом клетки прокамбия непосредственно дифференцируются в клетки первичных проводящих тканей.

Вставочные меристемы чаще первичны и сохраняются в виде отдельных участков в зонах активного роста в различных частях растения (например, в основании черешков листьев, у оснований междоузлий). В основании междоузлий у злаков деятельность этой меристемы ведет к удлинению междоузлий, что обеспечивает рост стебля в длину.

Вторичные меристемы. К вторичным относятся боковые и раневые меристемы.

Боковые (латеральные) меристемы представлены камбием и феллогеном. Они формируются из промеристем (прокамбия) или постоянных тканей путем их дедифференцировки. Клетки камбия делятся перегородками, параллельными поверхности органа (периклинально). Из клеток, отложенных камбием наружу, развиваются элементы вторичной флоэмы, а из отложенных внутрь — вторичной ксилемы. Камбий, возникший из постоянных тканей путем дедифференцировки, называют *добавочным*. По строению и функции он не отличается от камбия, возникшего из промеристем. Феллоген формируется из постоянных тканей, расположенных в субэпидермальных слоях (под эпидермой). Делясь периклинально, феллоген отделяет наружу будущие клетки пробки (фел-

лемы), а внутрь — клетки феллодермы. Таким образом, феллоген формирует вторичную покровную ткань — *перидерму*.

Боковые меристемы залегают сбоку органов, располагаясь параллельно их поверхности, и обеспечивают рост осевых органов двудольных растений в толщину.

Раневые меристемы образуются при повреждении тканей и органов. Вокруг повреждения живые клетки дедифференцируются, начинают делиться и тем самым превращаются во вторичную меристему. Их задача образовать плотную защитную ткань, состоящую из паренхимных клеток, — *каллюс*. Эта ткань беловатого или желтоватого цвета; ее клетки имеют крупные ядра и достаточно толстые клеточные стенки. Каллюс возникает при прививках, обеспечивая срастание привоя с подвоем, и в основании черенков. В нем могут закладываться придаточные корни и почки, поэтому он может использоваться для получения культуры изолированных тканей.

ПОКРОВНЫЕ ТКАНИ

Первичная покровная ткань. Первичной покровной тканью является *эпидерма*. Она состоит из нескольких типов клеток: *собственно-эпидермальных*, *околоустьичных* и *замыкающих клеток устьица* и *трихом*. Наружные стенки клеток эпидермы покрыты *кутикулой*. У некоторых растений (агавы, кливии, лука) толстые стенки листьев имеют несколько кутинизированных слоев, чередующихся со слоями целлюлозы. Снаружи откладывается чистый кутин, образуя непрерывный слой кутикулы различной толщины. Далее вглубь следуют так называемые кутикулярные слои оболочки, состоящие из целлюлозы, пектиновых веществ, радиально расположенных слоев воска и распределенного в беспорядке между ними слоев кутина. Самый внутренний слой оболочки, прилегающий к полости клетки, кутина не содержит. Кутикула иногда вклинивается между боковыми стенками клеток (рис. 2.4). Она защищает клетки от механических повреждений, проникновения паразитов и поглощает ультрафиолетовые лучи. Кутинизация рассматривается как приспособление для уменьшения испарения и вымывания веществ из клеток выпадающими осадками.

Пектиновые вещества и целлюлоза, входящие в клеточную оболочку, могут подвергаться ослизнению с образованием *слизев* и *камедей*. Они представляют собой полимерные углеводы, родственные пектиновым веществам, и отличаются способностью к сильному набуханию при соприкосновении с водой. Камеди в набухом состоянии клейкие и могут вытягиваться в нити, тогда как слизи сильно расплываются и в нити не вытягиваются. Пектиновые слизи встречаются у представителей семейств лилейные, крестоц-

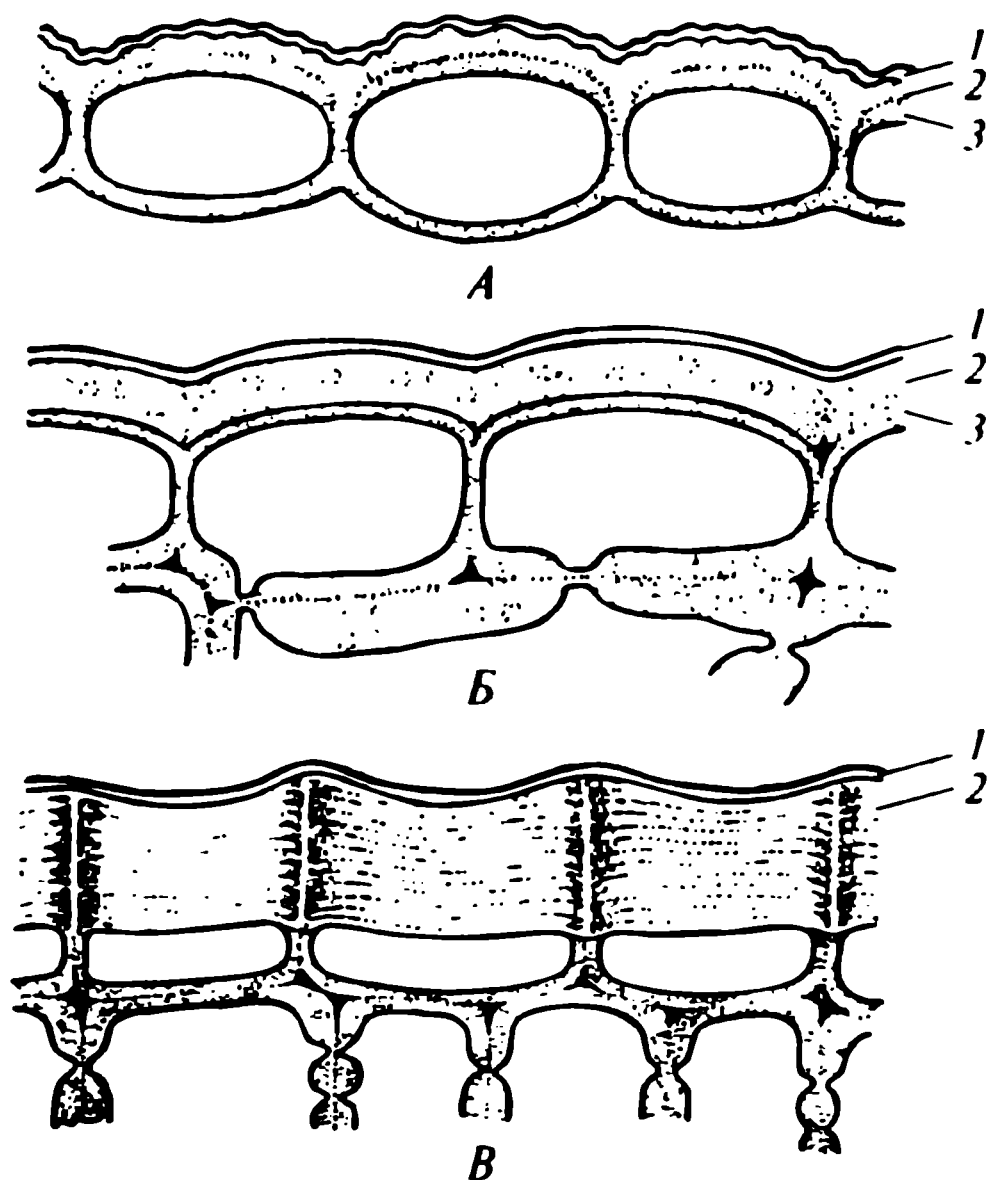


Рис. 2.4. Кутинизированная оболочка (поперечный срез):

А — лист гвоздики перистой; Б — стебель *Cereus triangularis* (сем. кактусовые); В — стебель *Kleinia neriifolia* (сем. сложноцветные); 1 — кутикула; 2 — кутикулярные слои; 3 — целлюлозный слой наружной стенки клеток

ветные, мальвовые, липовые, розоцветные, в отличие от целлюлозных слизей, встречающихся гораздо реже (например, у орхидных).

Устьица представляют собой высокоспециализированные образования эпидермы, состоящие из двух замыкающих клеток бобовидной формы и устьичной щели (своеобразного межклетника между ними). Имеются главным образом в листьях, но встречаются и на стебле (рис. 2.5).

Стенки замыкающих клеток утолщены неравномерно: стенки, направленные к щели (брюшные), значительно утолщены по сравнению со стенками, направленными от щели (спинные). Щель может расширяться и сужаться, регулируя транспирацию и газообмен. Под щелью располагается крупная полость (межклетник), называемая дыхательной, которая окружена клетками мезофилла листа.

Замыкающие клетки окружены околоустьичными клетками, которые совместно с замыкающими клетками образуют **устьичный комплекс** (рис. 2.6). Различают следующие основные типы устьичных комплексов:

1) **аномоцитный** (беспорядочный) — замыкающие клетки не имеют ярко выраженных околоустьичных клеток; характерен для всех высших растений, исключая хвойные;

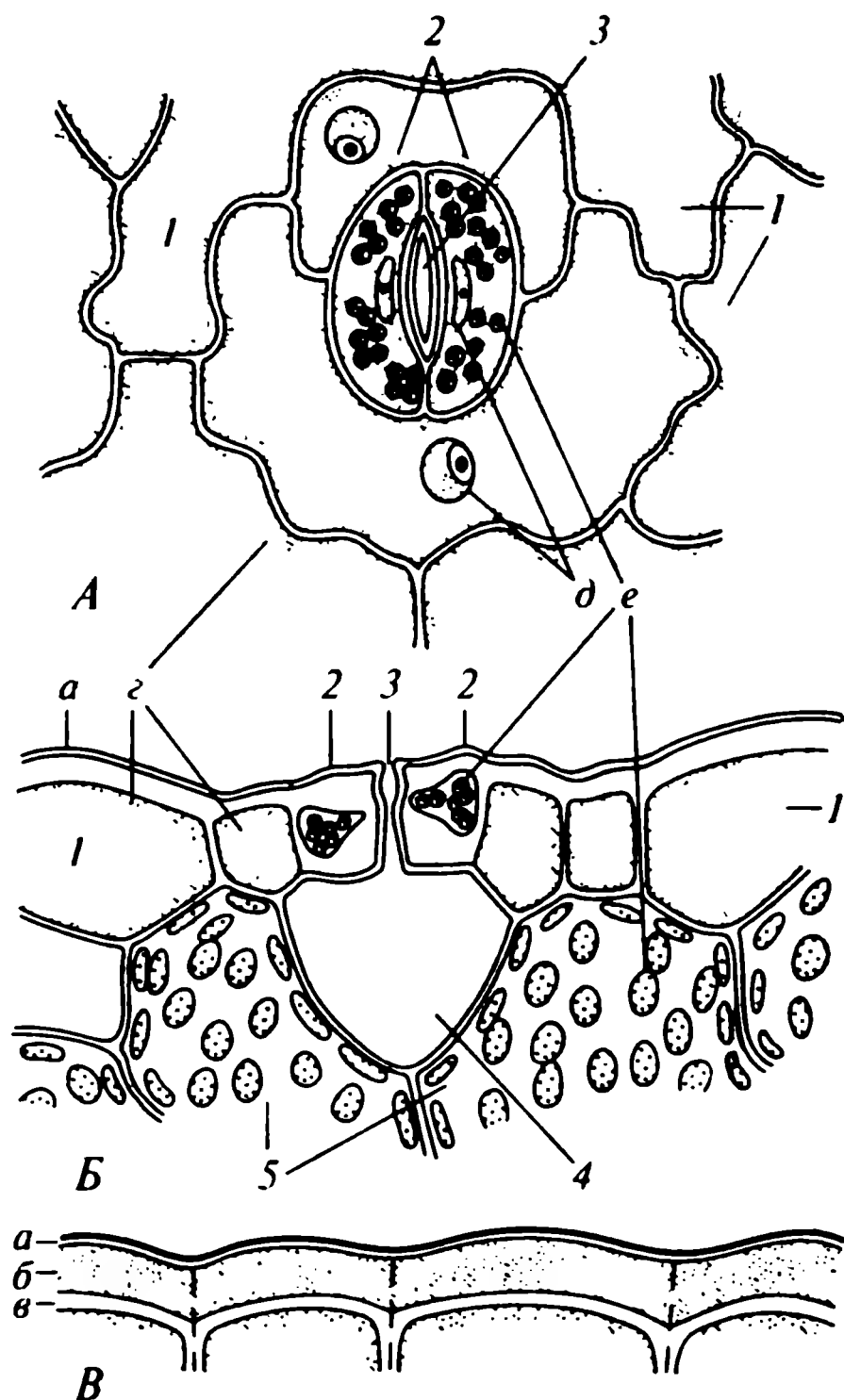


Рис. 2.5. Строение устьица:

A, Б — кожа листа тимьяна (вид сверху и на поперечном срезе соответственно); *В* — кожа со стебля цереуса (сем. кактусовые); *1* — собственно эпидермальные клетки; *2* — замыкающие клетки устьица; *3* — устьичная щель; *4* — воздухоносная полость; *5* — клетки хлорофиллоносной паренхимы; *а* — кутикула; *б* — кутикулярный слой — оболочка с суберином и воском; *в* — целлюлозный слой стенки; *г* — цитоплазма; *д* — ядро с ядрышком; *е* — хлоропласты

2) *анизоцитный* (неравноклетный) — замыкающие клетки устьица окружены тремя околоустьичными клетками, одна из которых намного крупнее (или меньше) остальных;

3) *парацитный* (параллельноклетный) — одна или более околоустьичных клеток расположены параллельно замыкающим;

4) *диацитный* (перекрестноклетный) — две околоустьичные клетки расположены перпендикулярно замыкающим;

5) *тетрацитный* (греч. тетра — четыре) — главным образом у однодольных;

6) *анциклоцитный* (греч. киклос — колесо) — у папоротников, голосеменных и цветковых.

Устьица располагаются на нижней стороне листа, однако у водных растений с плавающими листьями они находятся только

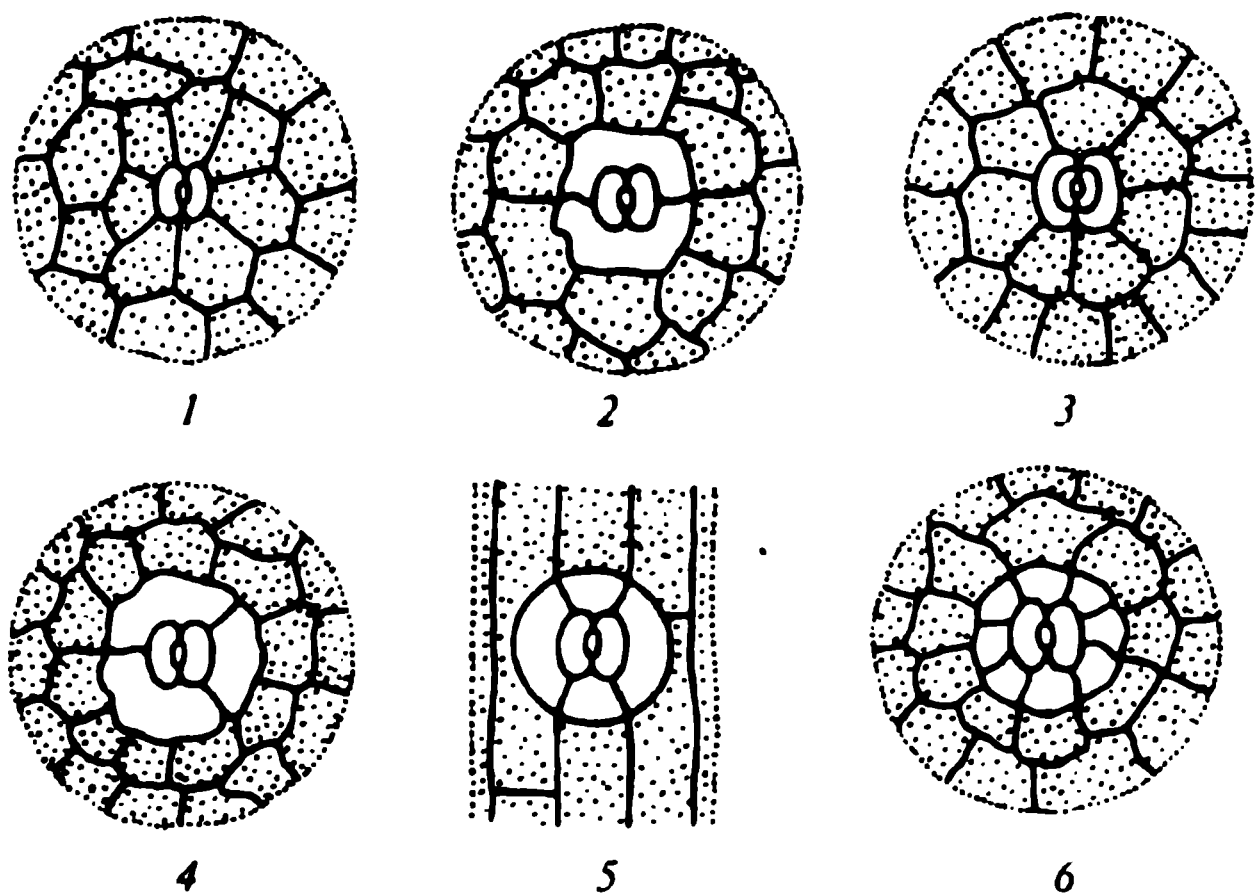


Рис. 2.6. Основные типы устьичного аппарата:

1 — аномоцитный (у всех высших растений, кроме хвощей); 2 — диацитный (у папоротников и цветковых); 3 — парацитный (у папоротников, хвощей, цветковых и гнетовых); 4 — анизоцитный (только у цветковых); 5 — тетрацитный (главным образом у однодольных); 6 — анциклоцитный (у папоротников, голо-семенных и цветковых)

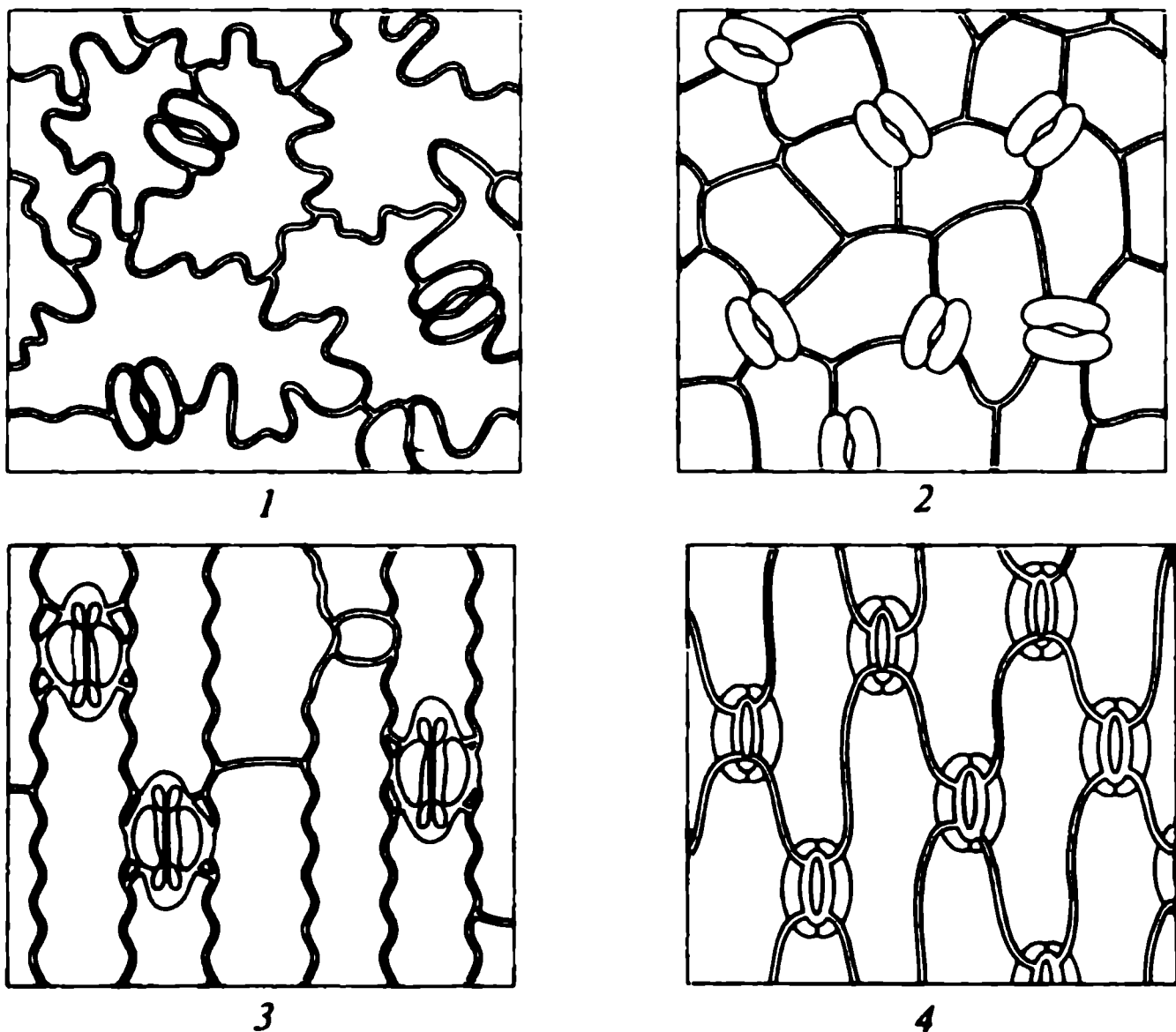


Рис. 2.7. Расположение устьиц на эпидерме (вид с поверхности): двудольные растения: 1 — буквица, 2 — арбуз; однодольные растения: 3 — кукуруза, 4 — ирис

на верхней стороне листа. По форме клеток эпидермы и расположению устьиц можно отличить однодольное растение от двудольного (рис. 2.7). Собственно эпидермальные клетки листа двудольных растений в очертаниях волнистые (рис. 2 цв. вкл.), а у однодольных они вытянутые, ромбической формы.

Механизм работы устьиц обусловлен осмотическими свойствами клеток. При освещении поверхности листа солнцем в хлоропластах замыкающих клеток происходит активный процесс фотосинтеза. Насыщение клеток продуктами фотосинтеза — сахарами — влечет за собой активное поступление в клетки ионов калия, вследствие чего концентрация клеточного сока в замыкающих клетках возрастает. Возникает разность концентрации клеточного сока околоустьичных и замыкающих клеток. В силу осмотических свойств клеток вода из околоустьичных клеток поступает в замыкающие, что ведет к увеличению объема последних и резкому возрастанию тургора. Утолщение «брюшных» стенок замыкающих клеток, обращенных к устьичной щели, обеспечивает неравномерное растяжение клеточной стенки; замыкающие клетки приобретают выгнутую бобовидную форму, и устьичная щель открывается. При падении интенсивности фотосинтеза (например, вечером) снижается образование сахаров в замыкающих клетках. Приток ионов калия прекращается. Концентрация клеточного сока в замыкающих клетках падает по сравнению с околоустьичными. Вода путем

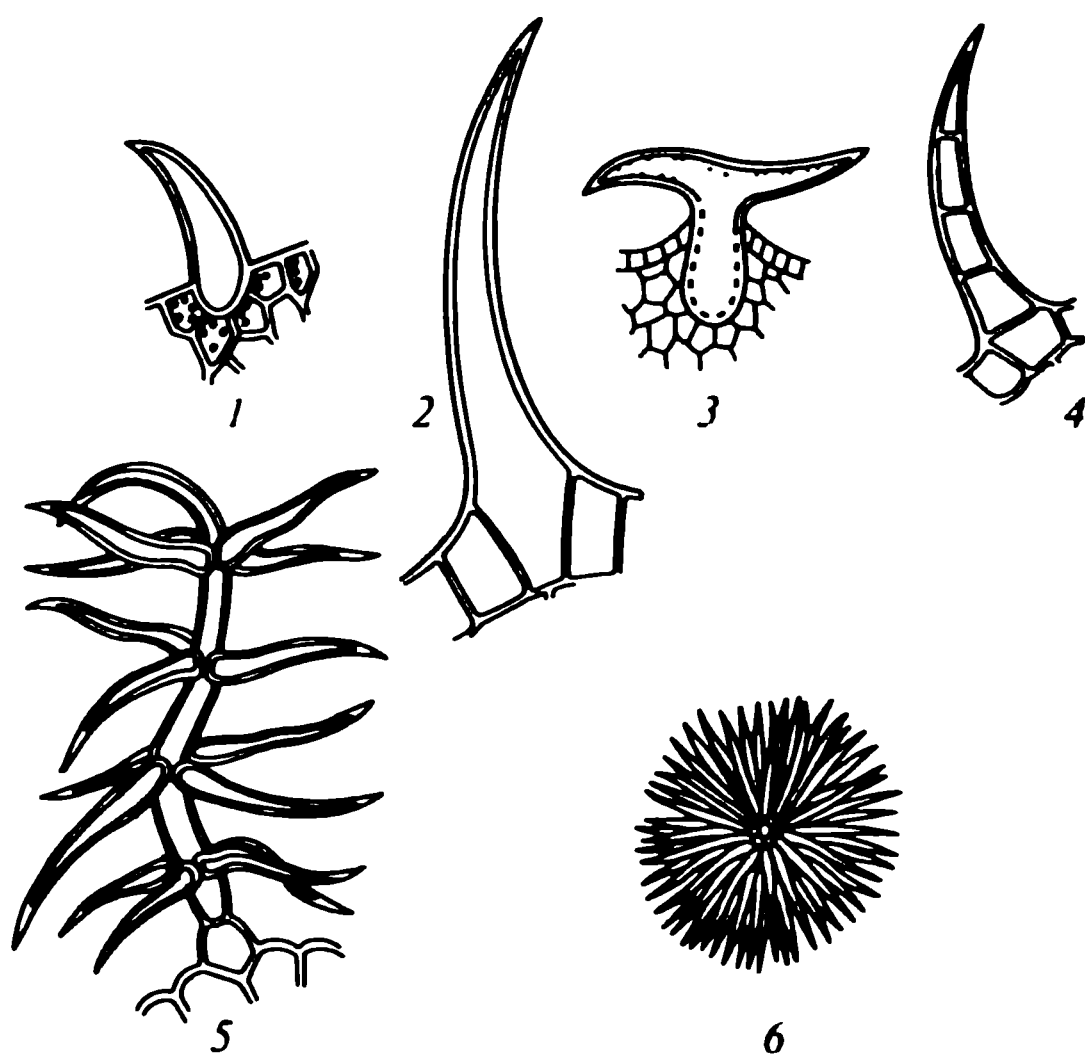
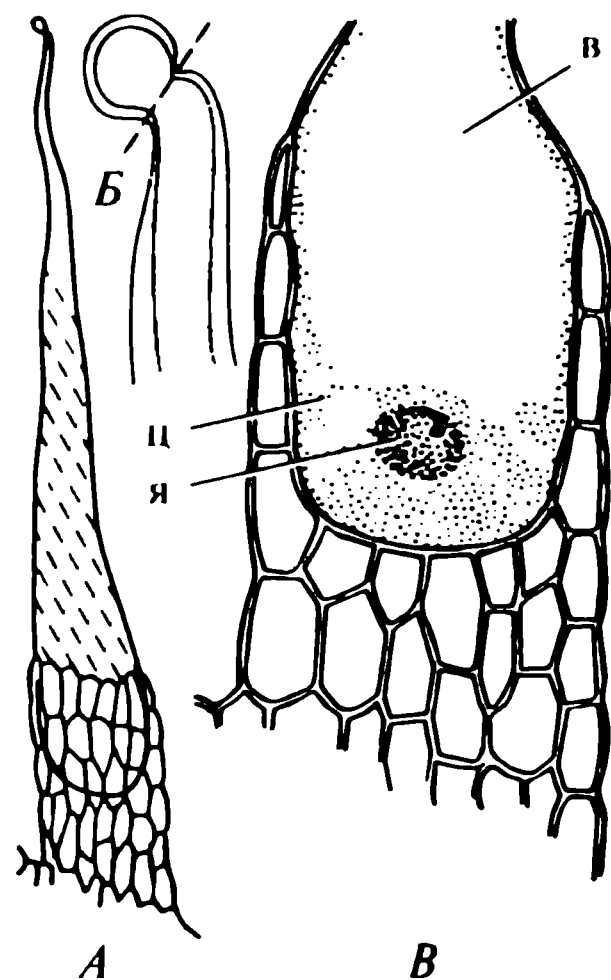


Рис. 2.8. Эпидермальные волоски:

1, 2 — подмаренник; 3 — хмель; 4 — наперстянка; 5 — коровяк; 6 — лох

Рис. 2.9. Эмергенцы у крапивы:

А — общий вид; *Б* — окончания волоска (показана линия облома); *В* — основание волоска с цитоплазмой (ц), ядром (я) и вакуолью (в)



осмоса уходит из замыкающих клеток, понижая их тургор, в результате ночью устьичная щель закрывается.

Клетки эпидермы плотно сомкнуты между собой, благодаря этому эпидерма выполняет целый ряд функций:

1) препятствует проникновению внутрь растения болезнетворных организмов;

2) защищает внутренние ткани от механических повреждений;

3) регулирует газообмен и транспирацию;

4) через нее выделяются вода, соли;

5) может функционировать как всасывающая ткань;

6) принимает участие в синтезе различных веществ, в восприятии раздражений и движении листьев.

Часто в собственно эпидермальных клетках содержатся амилопласты — классическая форма лейкопластов (см. рис. 1.5).

Трихомы — это различные по форме, строению и функциям выросты клеток эпидермы: волоски, чешуйки, щетинки и т. п. Они подразделяются на *кроющие* и *железистые*. Железистые трихомы в отличие от кроющих имеют клетки, выделяющие секрет. Кроющие волоски, образуя на растении шерстистый, войлочный или иной покров, отражают часть солнечных лучей и тем самым уменьшают транспирацию. Иногда волоски располагаются только там, где расположены устьица, например на нижней стороне листа мать-и-мачехи. У некоторых растений живые волоски увеличивают общую испаряющую поверхность, что способствует ускорению транспирации.

Размеры трихом варьируют в значительных пределах. Наиболее длинные трихомы (до 5—6 см) покрывают семена хлопчатника. Кроющие трихомы имеют форму простых одноклеточных или многоклеточных, разветвленных или звездчатых волосков. Кроющие трихомы могут длительное время оставаться живыми или быстро отмирать, заполняясь воздухом (рис. 2.8).

От трихом, возникающих только при участии эпидермальных клеток, отличаются *эмергенцы*, в образовании которых участвуют и более глубоко расположенные ткани субэпидермального слоя (рис. 2.9).

Вторичная покровная ткань. Вторичная покровная ткань называется *перидермой*. Это сложная покровная ткань стеблей, корней и корневищ многолетних растений. Она сменяет эпидерму осевых органов, которая постепенно отмирает и слущивается. Перидерма образуется из феллогена (вторичная меристема). Феллоген закладывается в эпидерме, субэпидермальном слое и даже в глубоких слоях осевых органов. Клетки феллогена делятся: наружу откладывают клетки пробки, а внутрь — живые паренхимные клетки феллодермы. В клетках феллодермы стеблей содержатся хлоропласты.

Пробка состоит из мертвых клеток, у которых клеточная стенка пропитана жироподобным веществом суберином. Клетки располагаются ровными рядами, имеют прямоугольную форму (на поперечном срезе), плотно прилегают друг к другу, формируя многослойный футляр. Пробка охраняет внутренние живые ткани от потери влаги, резких температурных колебаний и проникновения микроорганизмов. Живые ткани, лежащие под пробкой, нуждаются в газообмене и удалении избытка влаги. Поэтому под устьищем за счет деления субэпидермальных слоев (еще до появления перидермы), а в дальнейшем и феллогена, откладываются живые, рыхло расположенные, со множеством межклетников, паренхимные клетки, называемые *выполняющей тканью*, которая разрывает эпидерму и создает возможность газообмена и транспирации со внешней средой. Это структурное образование называется *чечевичкой* (рис. 2.10).

Чечевички, имеющие вид небольших бугорков, отчетливо выделяются на поверхности побегов деревьев и кустарников (рис. 3 цв. вкл.). На стволах березы их остатки наблюдаются в виде харак-

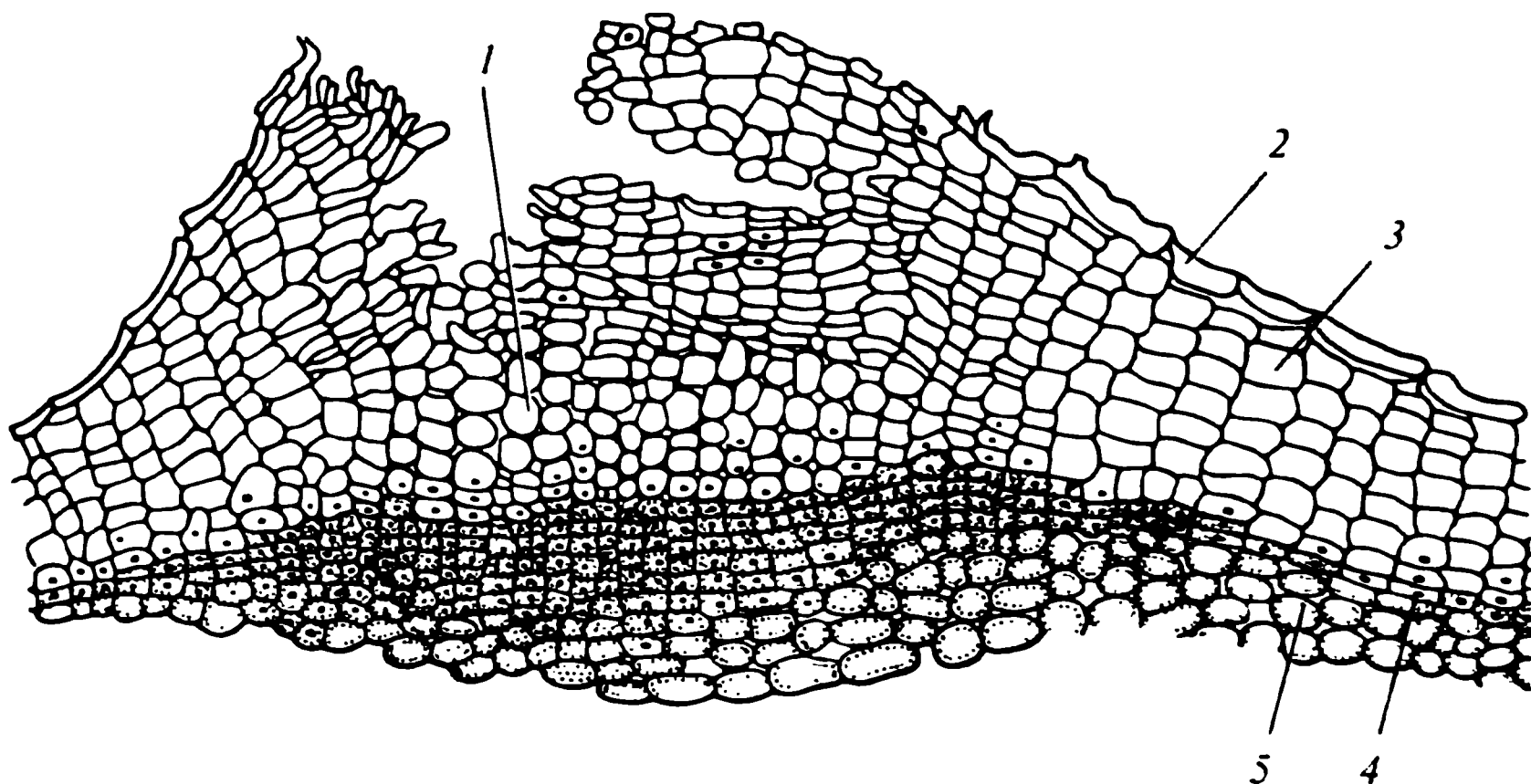


Рис. 2.10. Строение перидермы с чечевичкой:

1 — выполняющая ткань чечевички; 2 — остатки эпидермы; 3 — пробка (феллема); 4 — феллоген; 5 — феллодерма

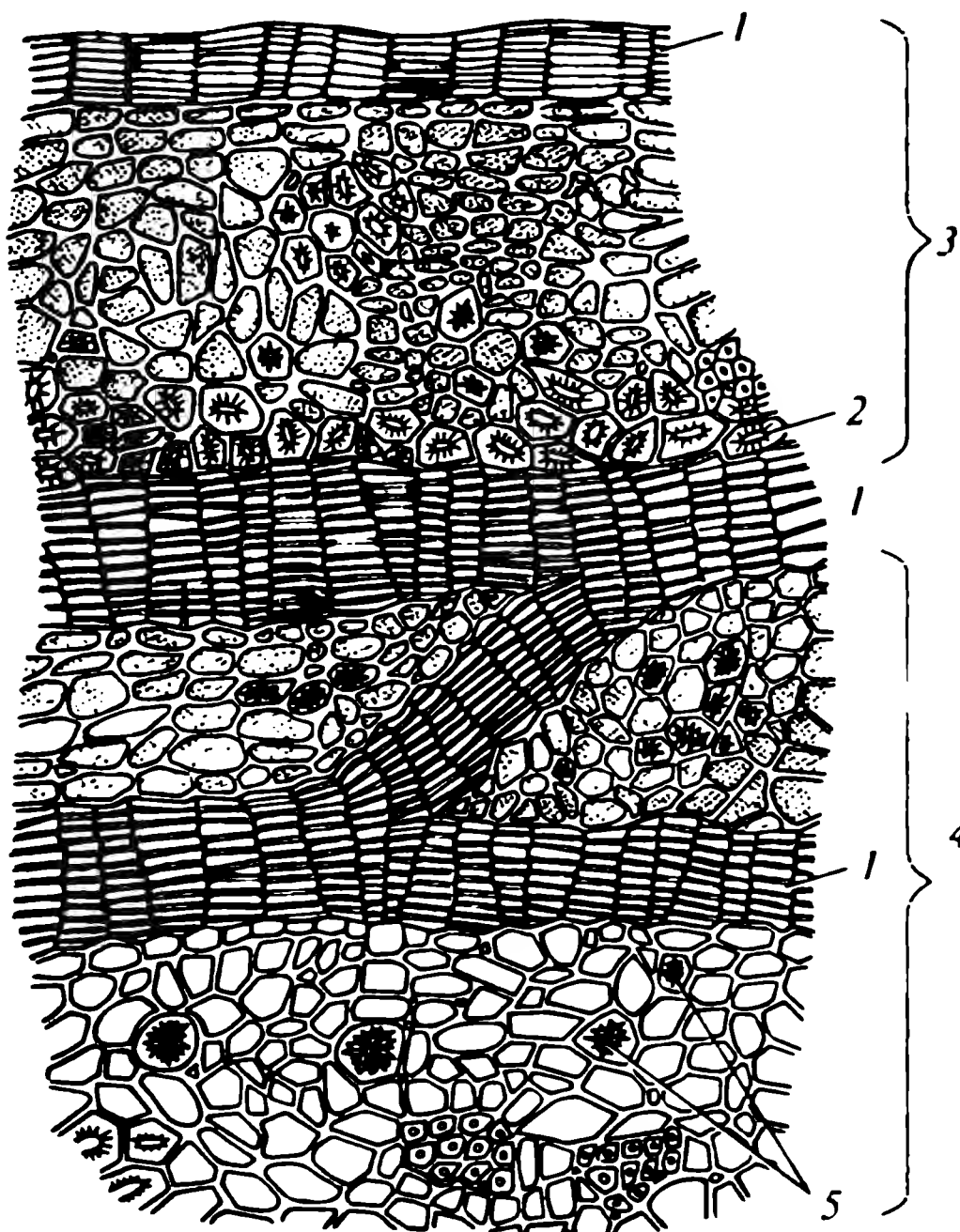


Рис. 2.11. Кора дуба:

1 — перидерма; 2 — волокна; 3 — остатки первичной коры; 4 — вторичная кора; 5 — друзы оксалата кальция

терных поперечных черных полосок, у осины они принимают форму ромбов.

Третичная покровная ткань. Кора (*ритидом*) является третичной покровной тканью, которая образуется у многолетних растений в корне, стебле, корневище. Каждый год в более глубоких слоях закладывается новый слой феллогена и образуется перидерма. Наружный слой перидермы — пробка — изолирует все вышележащие ткани, в результате чего они отмирают. Таким образом, совокупность многочисленных перидерм с отмершими между ними тканями и является коркой (рис. 2.11).

ОСНОВНЫЕ ТКАНИ

Основные ткани (паренхимы) составляют большую часть всех органов растений. Они заполняют промежутки между проводящими и механическими тканями и присутствуют во всех вегетативных и генеративных органах. Эти ткани образуются за счет диффе-

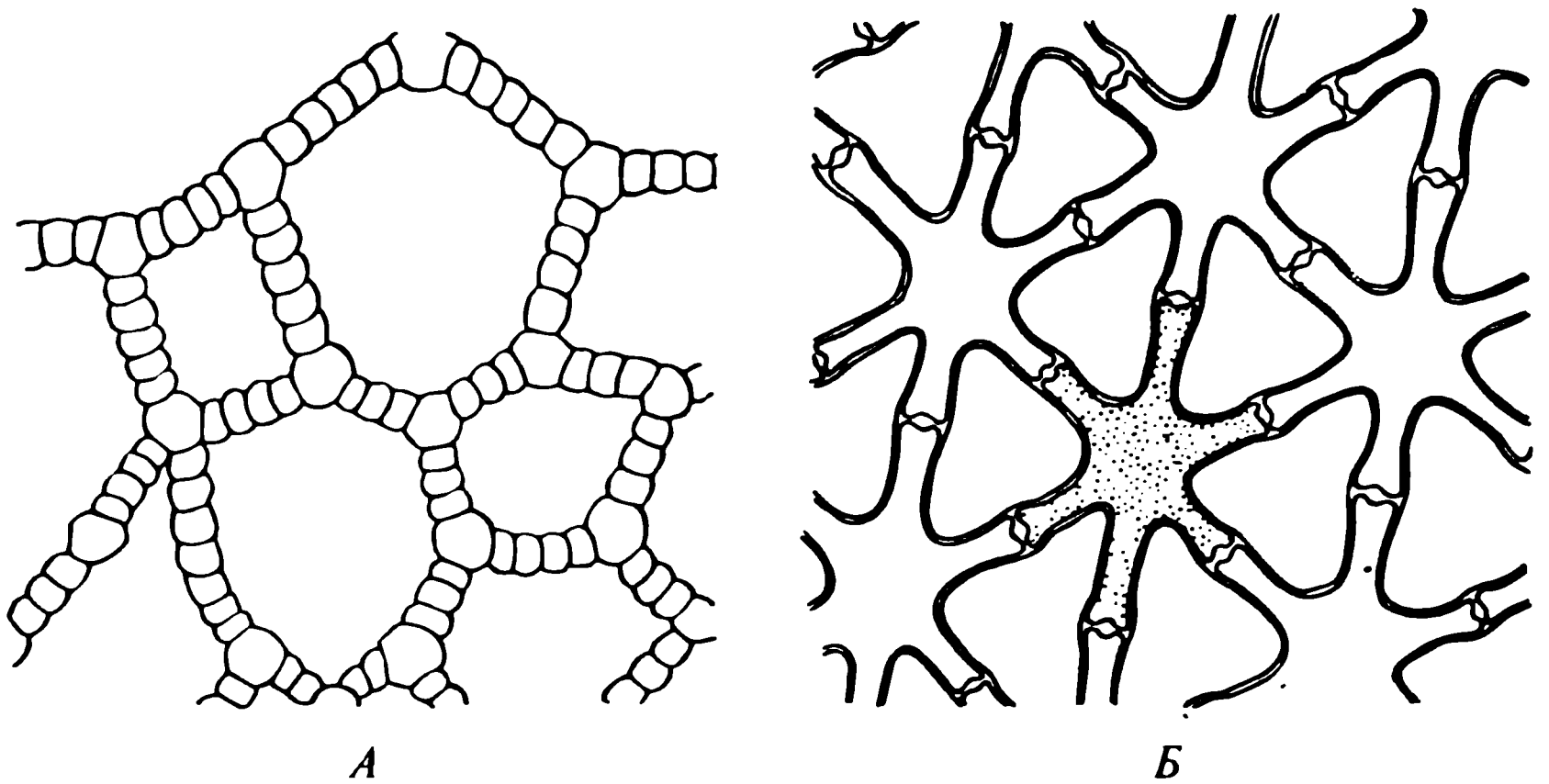


Рис. 2.12. Аэренхима в черешке листа кувшинки (А) и стебле ситника развесистого (Б)

ренцировки апикальных меристем и состоят из живых паренхиматозных клеток, разнообразных по строению и функциям. Различают ассимиляционную, запасную, воздухоносную и водоносную паренхимы.

В **ассимиляционной**, или **хлорофиллоносной**, **паренхиме** осуществляется фотосинтез. Эта ткань встречается в надземных органах растений (листьях, молодых зеленых стеблях).

Запасная паренхима преобладает в стебле, корне, корневище. В клетках этой ткани откладываются запасные вещества — белки, жиры, углеводы.

Воздухоносная паренхима, или **аэренхима**, состоит из воздухоносных полостей (межклетников), представляющих собой резервуары для запаса газообразных веществ. Эти полости окружены клетками основной паренхимы (хлорофиллоносной или запасной). Аэренхима хорошо развита у водных растений в различных органах и может встречаться у сухопутных видов. Главное назначение аэренхимы — участие в газообмене, а также в обеспечении плавучести растений (рис. 2.12).

Клетки **водоносной паренхимы** содержат в вакуолях слизистые вещества, способствующие удержанию влаги. Преимущественно эти клетки бывают у суккулентов (кактусы, алоэ, агава).

МЕХАНИЧЕСКИЕ ТКАНИ

Механические ткани — это опорные (арматурные) ткани, образующие скелет растения и обеспечивающие его прочность, вследствие чего растение способно противостоять нагрузкам на растя-

жение, сжатие и изгиб. Различают механические ткани с равномерно и неравномерно утолщенными клеточными стенками.

Колленхима. Это первичная по происхождению ткань, клетки которой имеют неравномерно утолщенные клеточные стенки. Различают *угловую*, *пластинчатую* и *рыхлую колленхиму* (рис. 2.13). Клеточная стенка колленхимы состоит из целлюлозы, гемицеллюлозы и пектиновых веществ. Клетки колленхимы являются хлорофиллоносными, поэтому в подземных органах не встречаются. Эволюционно колленхима возникла из паренхимы. Она формируется из основной меристемы и находится под эпидермой или на расстоянии одного (или нескольких) слоев от нее.

Клетка *угловой колленхимы* имеет форму вытянутого шестигугольного многогранника, у которого утолщение целлюлозной оболочки идет вдоль ребер, а на поперечном срезе утолщения клеточной стенки заметны по углам этого многогранника. Угловая колленхима встречается по периферии стеблей двудольных растений (в основном травянистых), в черешках листьев и по обеим сторонам крупных жилок листа. Колленхима не препятствует росту органа в длину, в котором она расположена (рис. 4 цв. вкл.).

У клетки *пластинчатой колленхимы*, имеющей форму параллелепипеда, утолщены только тангентальные стенки (параллельные поверхности стебля). Она встречается, как правило, в стеблях древесных растений, но может быть и в травянистых (у стебля под-

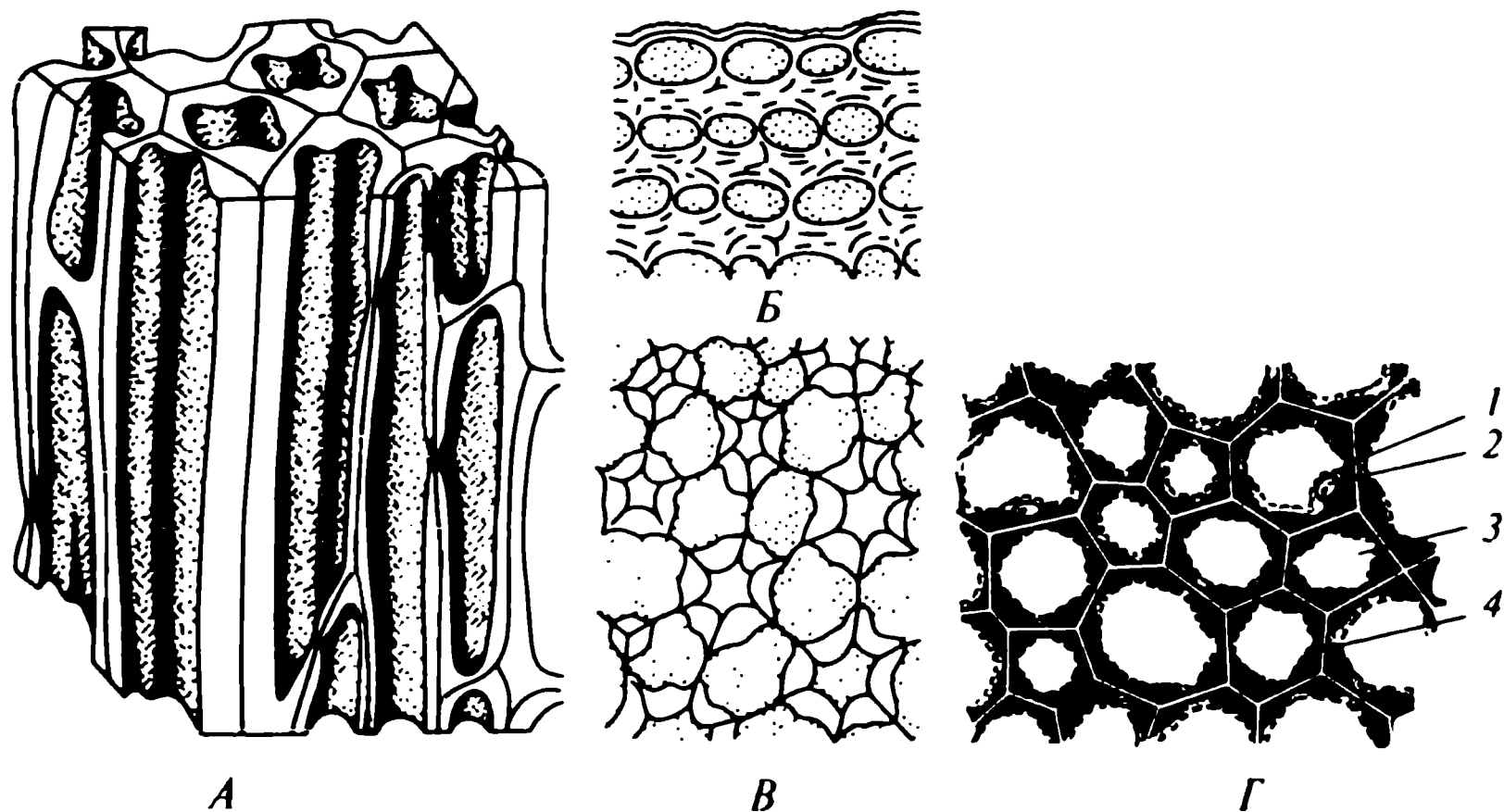


Рис. 2.13. Колленхима:

А — объемное изображение угловой колленхимы. *Б* — поперечный разрез через пластинчатую колленхиму; *В* — рыхлая колленхима с межклетниками; *Г* — поперечный срез через угловую колленхиму: 1 — постенный слой цитоплазмы; 2 — ядро; 3 — вакуоль; 4 — утолщенная оболочка

солнечника). Клетки уголковой и пластинчатой колленхим расположены плотно друг к другу, не образуя межклетников. *Рыхлая* колленхима имеет межклетники, а утолщенные клеточные стенки направлены в сторону этих межклетников.

Склеренхимные волокна и склереиды. *Механическая ткань*, состоящая из клеток с одревесневшими (пропитанными лигнином) и равномерно утолщенными клеточными стенками, называется *склеренхимой*. Ядро и цитоплазма одревесневших клеток разрушаются. *Склеренхимные волокна* образуют ткань, состоящую из клеток вытянутой формы с заостренными концами и поровыми каналами в клеточных стенках. Клетки плотно примыкают друг к другу, и их оболочки обладают высокой прочностью. На поперечном срезе клетки многогранные. По происхождению склеренхима может быть первичной, возникающей из прокамбия или перикамбия, и вторичной — из клеток камбия.

Если склеренхимные волокна встречаются в древесине (ксилеме), то они называются *древесинными волокнами* (либриформ) (рис. 2.14). Являясь механической частью ксилемы, древесинные волокна защищают сосуды от давления других тканей. Если скле-

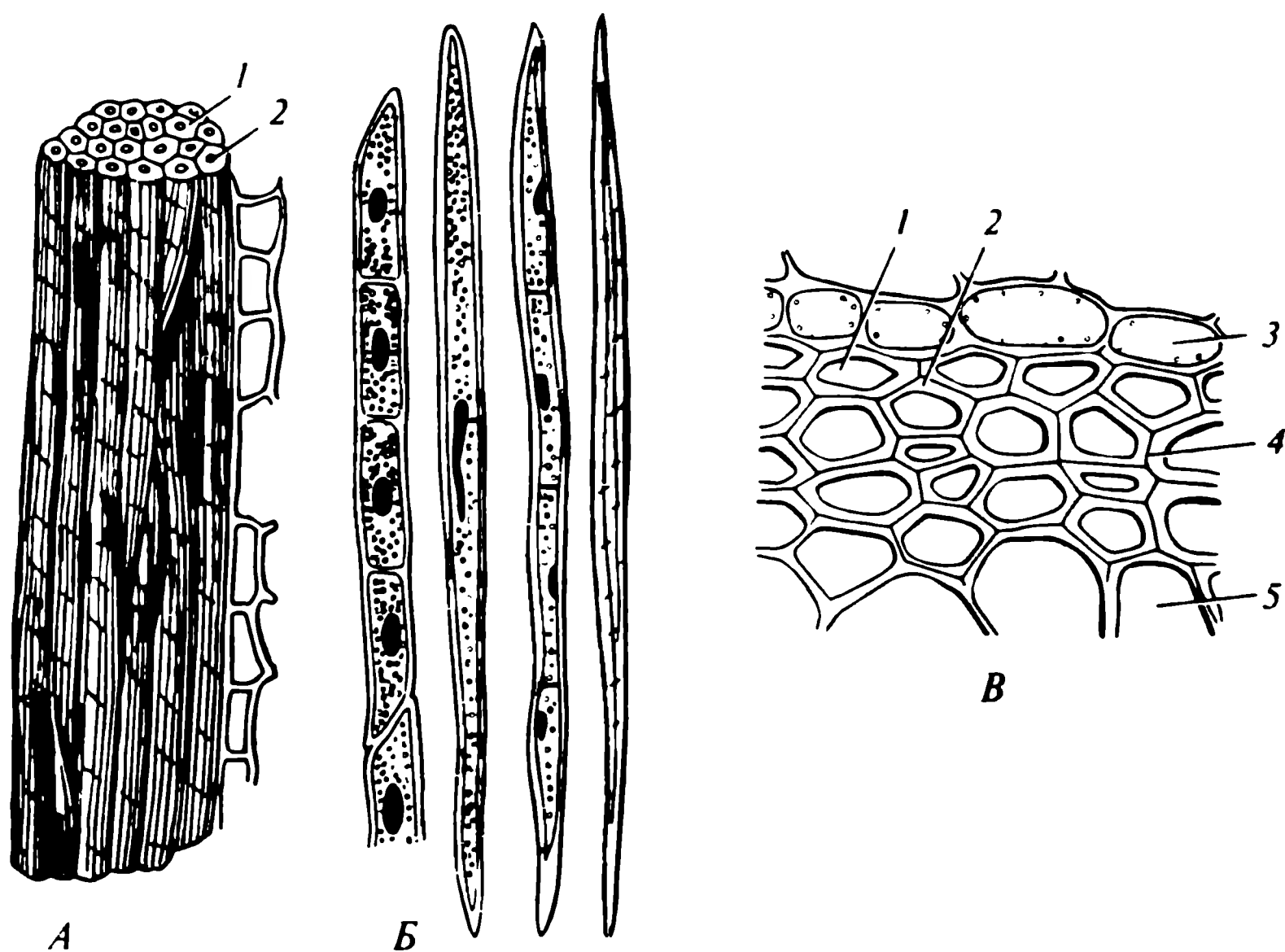


Рис. 2.14. Склеренхима:

А — лубяные волокна: 1 — утолщенная оболочка; 2 — полость клетки; *Б* — древесинные волокна (либриформ); *В* — на поперечном срезе стебля тыквы: 1 — полости клеток; 2 — утолщения оболочки; 3 — паренхимные клетки; 4 — склеренхима; 5 — полость клетки склеренхимы

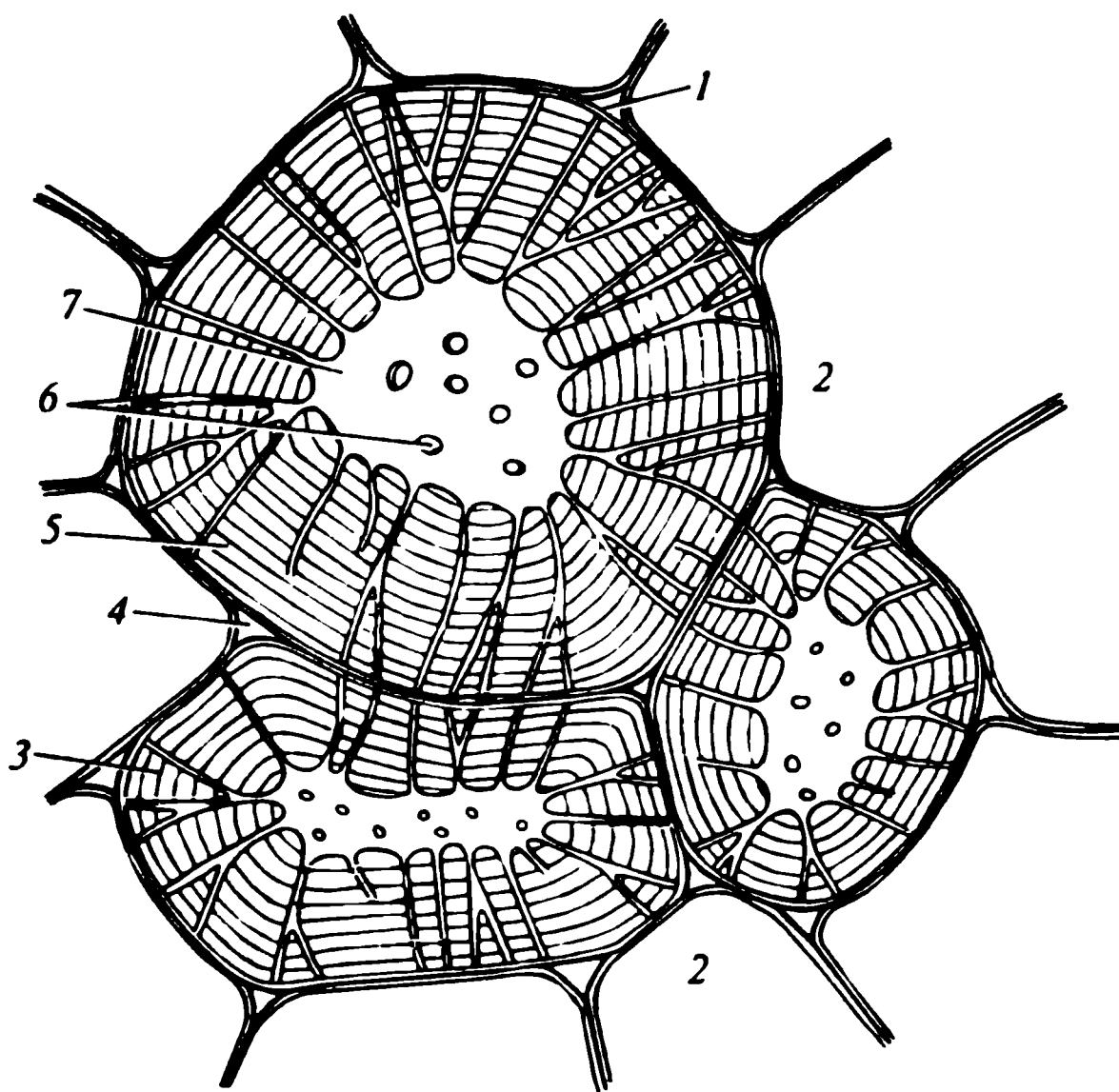


Рис. 2.15. Каменистые клетки из околоплодника груши:

1 — первичная оболочка; 2 — тонкостенные клетки; 3 — слои вторичной оболочки; 4 — межклетники; 5 — вторичная оболочка; 6 — поровые каналы в плане и в разрезе; 7 — полость клетки

ренхимные волокна встречаются в лубе (флоэме), то они называются *лубяными волокнами* (камбиформ) (см. рис. 2.14). Лубяные волокна могут быть и неодревесневшими; при этом они обладают большой прочностью и эластичностью, благодаря чему находят большое применение в текстильной промышленности (например, волокна льна). Если волокна возникают на месте перицикла, то они называются *перициклическими* волокнами (см. рис. 4 цв. вкл.), а если в коре — *кóровыми*.

Склеренхимные клетки, не обладающие формой волокна, называются *склереидами*. Склереиды обычно возникают из клеток основной паренхимы в результате утолщения и лигнификации их клеточных стенок. Они имеют различную форму и встречаются во многих органах растения. Склереиды более или менее изодиаметрической формы (с одинаковым диаметром клетки) называются *брахисклереидами* (рис. 2.15) или *каменистыми клетками* (в плодах груши). Склереиды, имеющие расширение на обоих концах клетки — *остеосклереиды*, встречаются в листьях чая. Склереиды, форма которых напоминает звезду, называются *астросклереидами* (в листьях камелии). Удлиненные *палочковидные* клетки склерсид находятся в семенах бобовых.

ПРОВОДЯЩИЕ ТКАНИ

Проводящие ткани обеспечивают восходящий и нисходящий ток растения. *Восходящий ток* — это ток минеральных солей, растворенных в воде, идущих от корней по стеблю к листьям. Восходящий ток осуществляется по *сосудам* и *трахеидам ксилемы* (древесины). *Нисходящий ток* — ток органических веществ, направляющийся от листьев к корням по *ситовидным элементам флоэмы* (луба).

Ксилема и флоэма — это сложные ткани, состоящие из трех основных элементов (табл. 2.2).

Проводящие элементы ксилемы. Наиболее древними проводящими элементами ксилемы являются *трахеиды* — это вытянутые клетки с заостренными концами (рис. 5 цв. вкл.). Трахеиды имеют одревесневшую клеточную стенку. По характеру утолщения оболочек, размерам и расположению в них участков первичных оболочек различают 4 типа трахеид: кольчатые, спиральные, пористые и лестничные (рис. 2.16, А). К наиболее древним пористым трахеидам относят лестничные трахеиды.

Сосуды (или трахеи) представляют собой однорядный продольный тяж клеток, называемых члениками. В филогенезе членики трахеи произошли из трахеид. Благодаря перфорациям между члениками вдоль всего сосуда свободно осуществляется ток жидкости. Утолщения клеточных оболочек у сосудов, так же как и у трахеид, бывают кольчатыми, спиральными, лестничными, сетчатыми и пористыми (рис. 2.16, Б).

Проводящие элементы флоэмы. У архегониальных растений, кроме мхов, проводящие элементы флоэмы представлены *ситовидными клетками*. На их продольных стенках имеются сквозные отверстия, напоминающие сито, и поэтому называемые ситовидными полями (рис. 6 цв. вкл.). У покрытосеменных растений в процессе эволюции сформировался второй тип проводящих элементов — *ситовидные трубки*. Ситовидная трубка представляет собой продольный тяж клеток, называемых члениками. Конечные стенки члеников превращены в ситовидные пластинки — *простые*,

Таблица 2.2. Основные элементы ксилемы и флоэмы

Ткань	Основные элементы		
	проводящие	механические	запасающие
Ксилема	Сосуды и трахеиды	Древесинные волокна	Древесинная паренхима
Флоэма	Ситовидные трубки и клетки-спутницы	Лубяные волокна	Лубяная паренхима

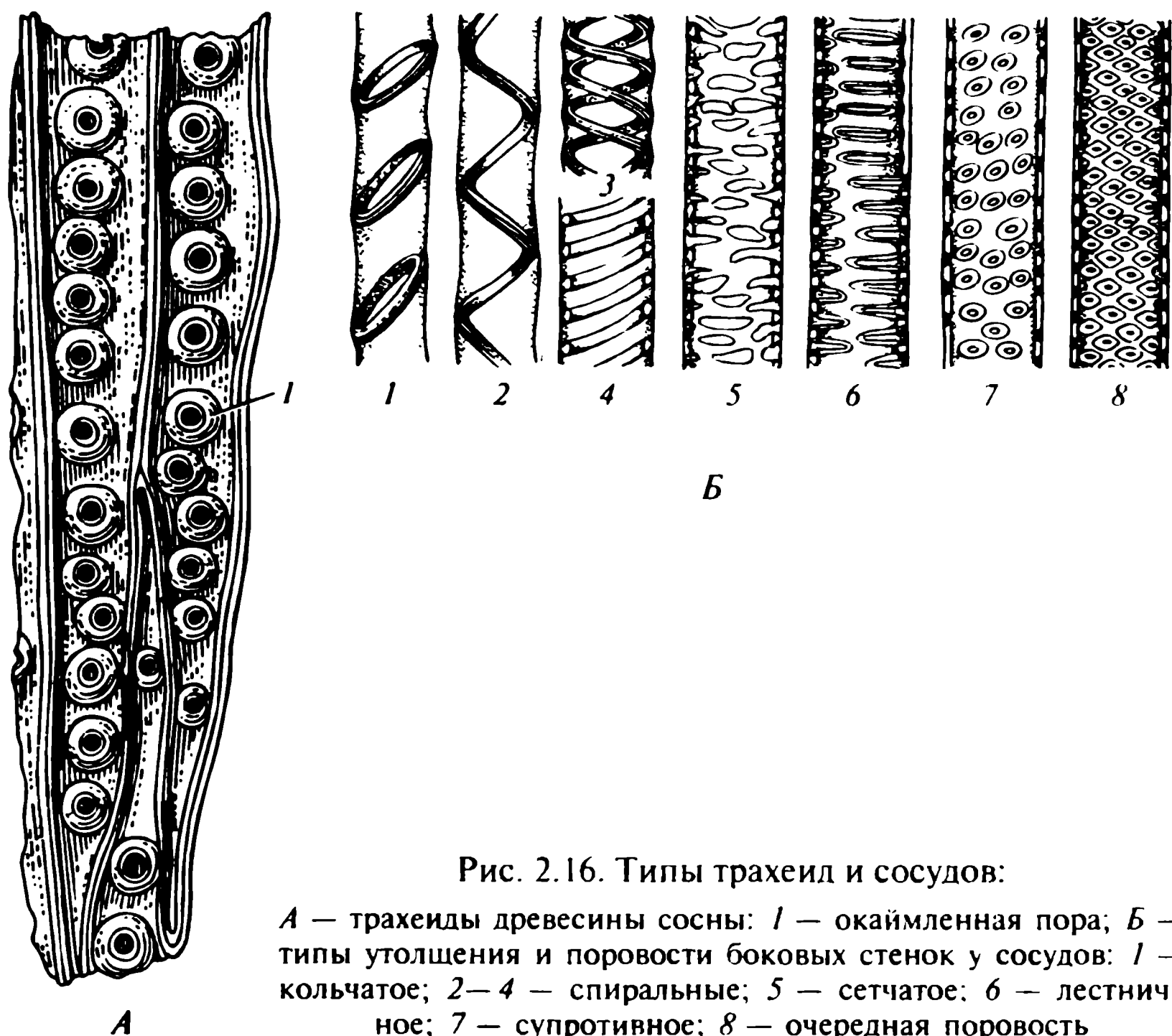


Рис. 2.16. Типы трахеид и сосудов:

А — трахеиды древесины сосны: *1* — окаймленная пора; *Б* — типы утолщения и поровости боковых стенок у сосудов: *1* — кольчатое; *2—4* — спиральные; *5* — сетчатое; *6* — лестничное; *7* — супротивное; *8* — очередная поровость

если они имеют по одному ситовидному полю, и *сложные*, если есть несколько ситовидных полей. Ситовидные поля могут встречаться и на боковых стенках члеников (у березы). В ситовидном элементе разрушается тонопласт («оболочка» вакуоли), и вакуолярный сок смешивается с гиалоплазмой. Ядро, как правило, разрушается. Каждому членику ситовидной трубки сопутствуют (одна или несколько) специализированные паренхимные клетки — клетки-спутницы, выполняющие вспомогательную роль в транспорте органических веществ, создавая нисходящий ток (рис. 2.17).

Сосудисто-волокнистые пучки. Флоэма и ксилема образуют сосудисто-волокнистые пучки. Они располагаются в центральном осевом цилиндре и бывают открытыми и закрытыми. *Закрытые пучки* состоят из ксилемы и флоэмы, между которыми отсутствует камбий, и, таким образом, новые элементы флоэмы и ксилемы не образуются. Закрытые сосудисто-волокнистые пучки встречаются в стеблях и корневищах однодольных растений. *Открытые пучки* имеют камбий между флоэмой и ксилемой. В результате деятельности камбия пучок разрастается и происходит утолщение органа. Открытые сосудисто-волокнистые пучки встречаются во

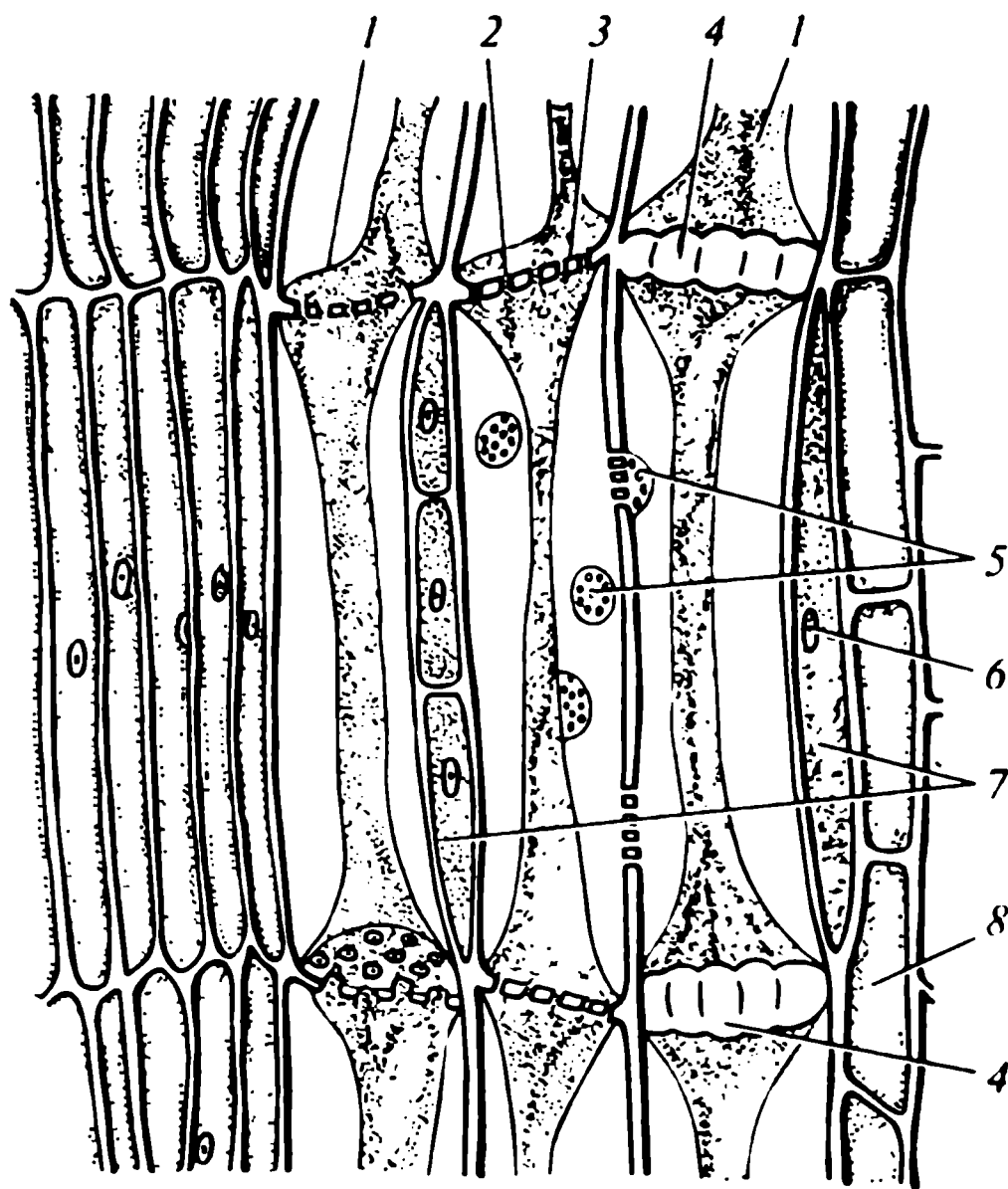


Рис. 2.17. Продольный срез флоэмы:

1 — ситовидные трубки с тяжами содержимого; 2 — ситовидные пластинки; 3 — ситовидные отверстия; 4 — мозолистое тело; 5 — ситовидные поля на боковых стенках; 6 — ядро; 7 — сопровождающие клетки; 8 — флоэмная паренхима

всех осевых органах двудольных и голосеменных растений (см. рис. 6 цв. вкл.).

В зависимости от взаимного расположения флоэмы и ксилемы различают четыре типа сосудисто-волокнистых пучков (рис. 2.18). Чаще всего флоэма лежит по одну сторону от ксилемы, т.е. флоэма примыкает к ксилеме и обращена к периферии органа. Такие

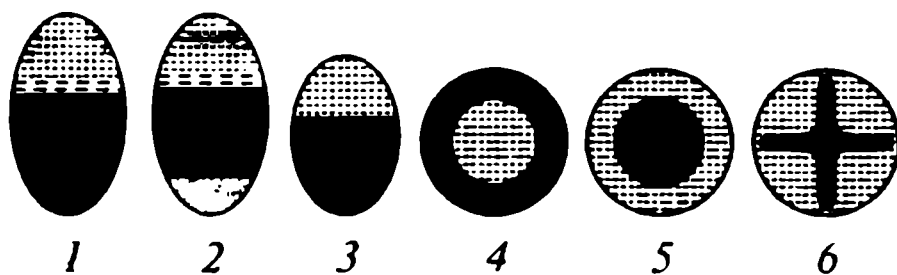


Рис. 2.18. Типы сосудисто-волокнистых пучков (поперечные срезы):

1 — открытый коллатеральный; 2 — биколлатеральный; 3 — закрытый коллатеральный; 4, 5 — концентрические (4 — центрофлоэмный, 5 — центроксилемный); 6 — радиальный. Ксилема зачернена, флоэма показана точками, камбий — штрихами

пучки называют *коллатеральными*. Они могут быть как закрытыми, так и открытыми. Закрытые коллатеральные пучки встречаются у стеблей и корневищ однодольных растений, а открытые — у стеблей, корневищ и корней двудольных растений.

В *биколлатеральных пучках* флоэма примыкает к ксилеме с двух сторон (сверху и снизу). Верхний, более мощный участок флоэмы обращен к периферии органа и отделен от ксилемы слоем камбия. Нижний участок — внутренняя флоэма — развит слабо и примыкает к ксилеме без камбия. Биколлатеральные пучки встречаются у стеблей, корней и корневищ двудольных растений.

Радиальные пучки составлены в основном ксилемой, которая располагается по радиусам. Между лучами ксилемы находятся участки флоэмы. Эти пучки не имеют камбия и встречаются только у корней в первичном строении.

Концентрические пучки складываются из ксилемы, окружающей флоэму — *центрофлоэмные* пучки (у большинства корневищ однодольных), а *центроксилемные* пучки — когда флоэма окружает ксилему (у корневищ папоротников).

ВЫДЕЛИТЕЛЬНЫЕ ТКАНИ

Выделительные ткани представлены различными образованиями (чаще многоклеточными, реже одноклеточными), выделяющими из растения или изолирующими в его тканях продукты обмена веществ либо воду. У растений различают выделительные ткани внутренней и наружной секреции.

Выделительные ткани внутренней секреции. К этому виду выделительных тканей относятся вместилища выделений и млечники.

Вместилища выделений (рис. 2.19) образуются из межклетников и классифицируются по происхождению:

1) *лизигенные*, образующиеся за счет растворения клеточных стенок (лимон, апельсин);

2) *схизогенные*, образующиеся за счет расхождения клеток (у хвой сосны).

Млечники представляют собой систему полостей, выполняющих разнообразные функции — проведение, выделение и накопление различных веществ. Млечники содержат клеточный сок особого состава, называемый млечным соком. Различают два типа млечников: членистые и нечленистые (рис. 2.20).

Членистые млечники состоят из продольного ряда вытянутых клеток. Часто поперечные перегородки между ними растворяются и образуются сплошные тонкие трубки с многочисленными боковыми выростами. Членистые млечники встречаются у представителей семейств сложноцветных, маковых, колокольчиковых и т.д.

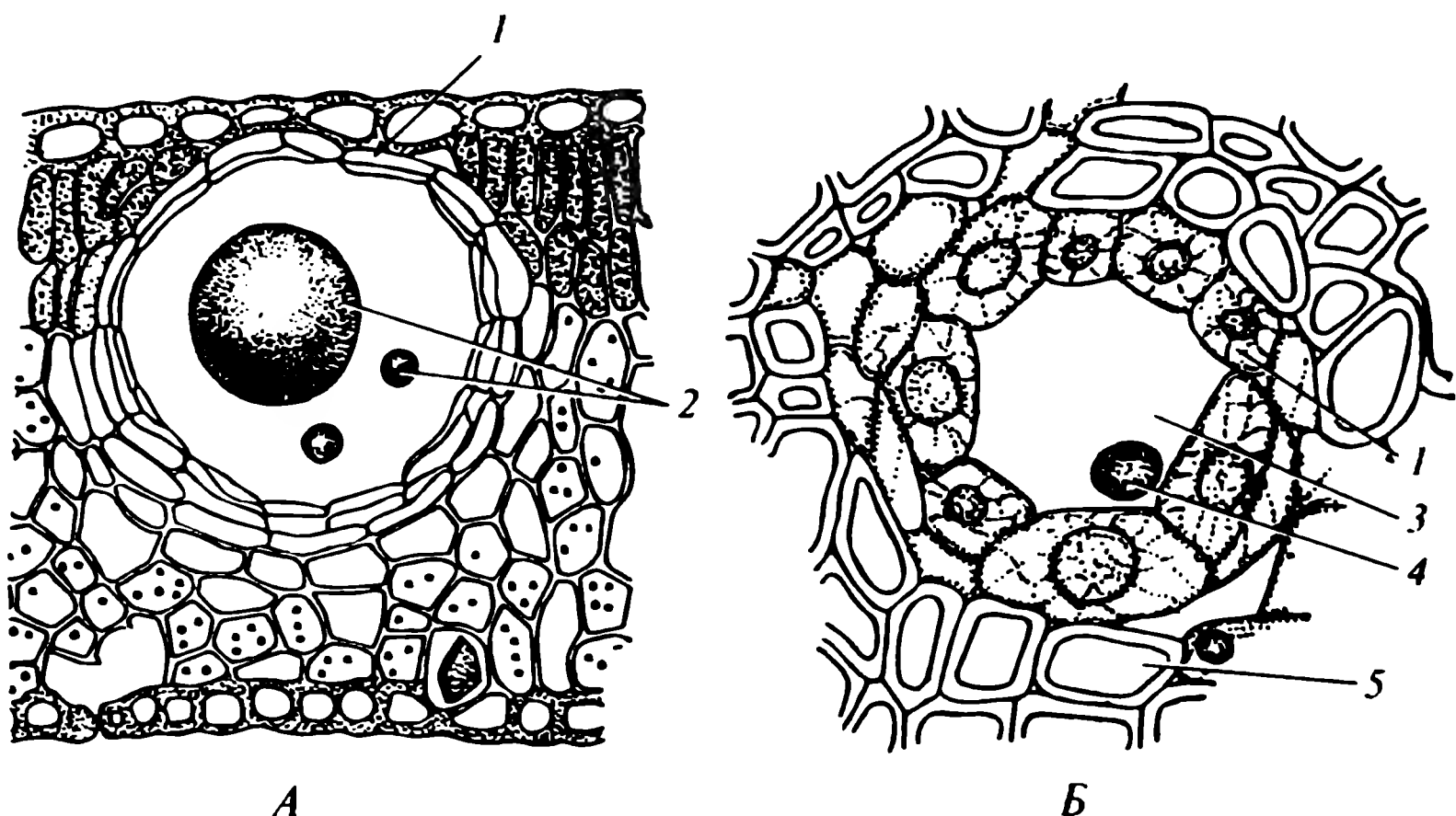


Рис. 2.19. Вместилища выделений:

А — лизигенное вместилище эфирных масел в листе лимона; *Б* — схизогенное вместилище (смоляной ход) в древесине сосны; 1 — клетки эпителия; 2 — капли эфирного масла; 3 — полость смоляного хода; 4 — капля смолы; 5 — склеренхима

Нечленистые млечники состоят из одной клетки, которая разрастается по мере роста растения. Разветвляясь, они пронизывают все тело растения и могут достигать в длину нескольких метров. Встречаются у представителей семейств крапивные, молочайные, кутровые и др.

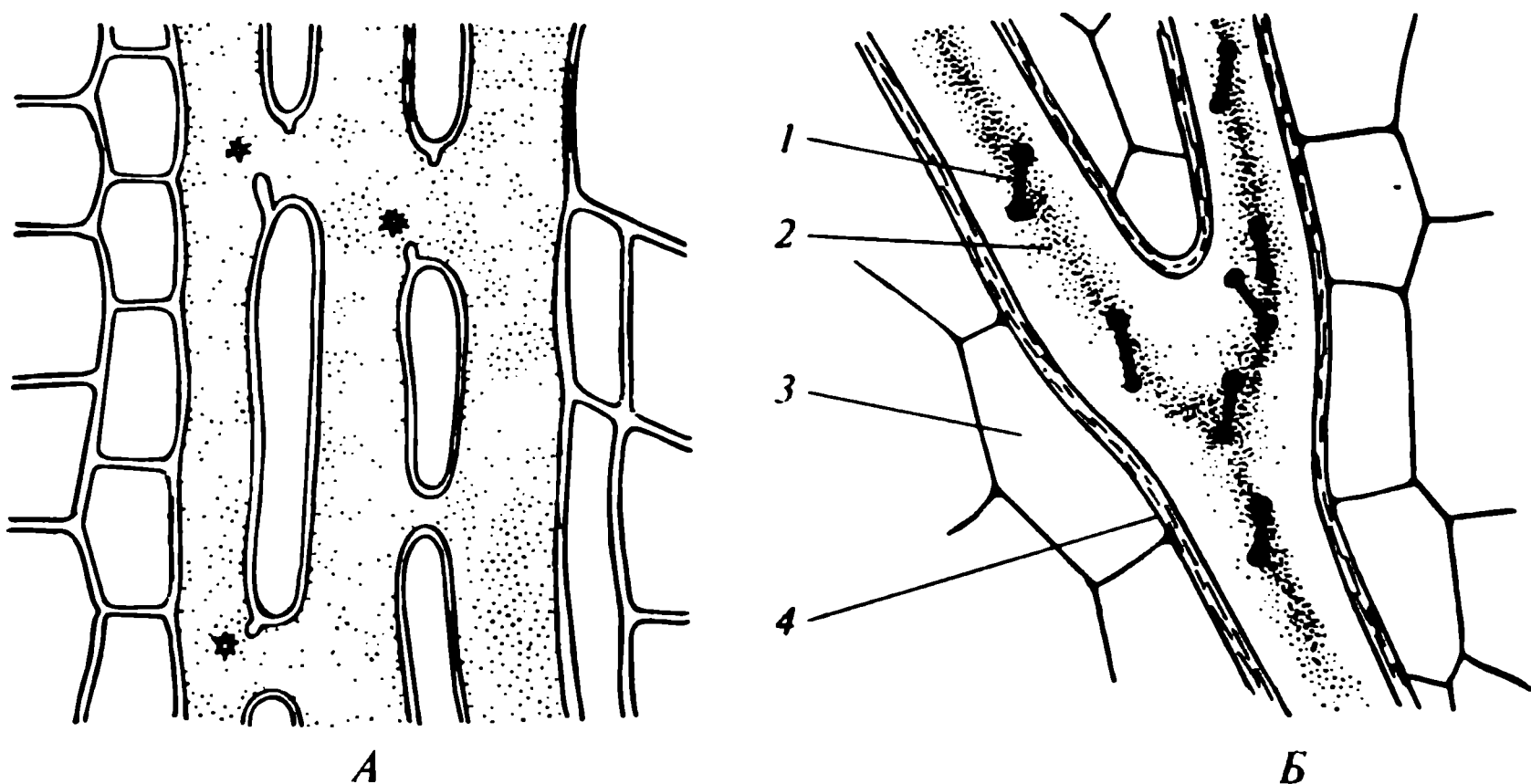


Рис. 2.20. Млечники:

А — членистый млечник в стебле латука ядовитого (звездочками отмечены места слияния клеток); *Б* — часть нечленистого млечника молочая: 1 — крахмальные зерна; 2 — цитоплазма; 3 — паренхима; 4 — оболочка млечника

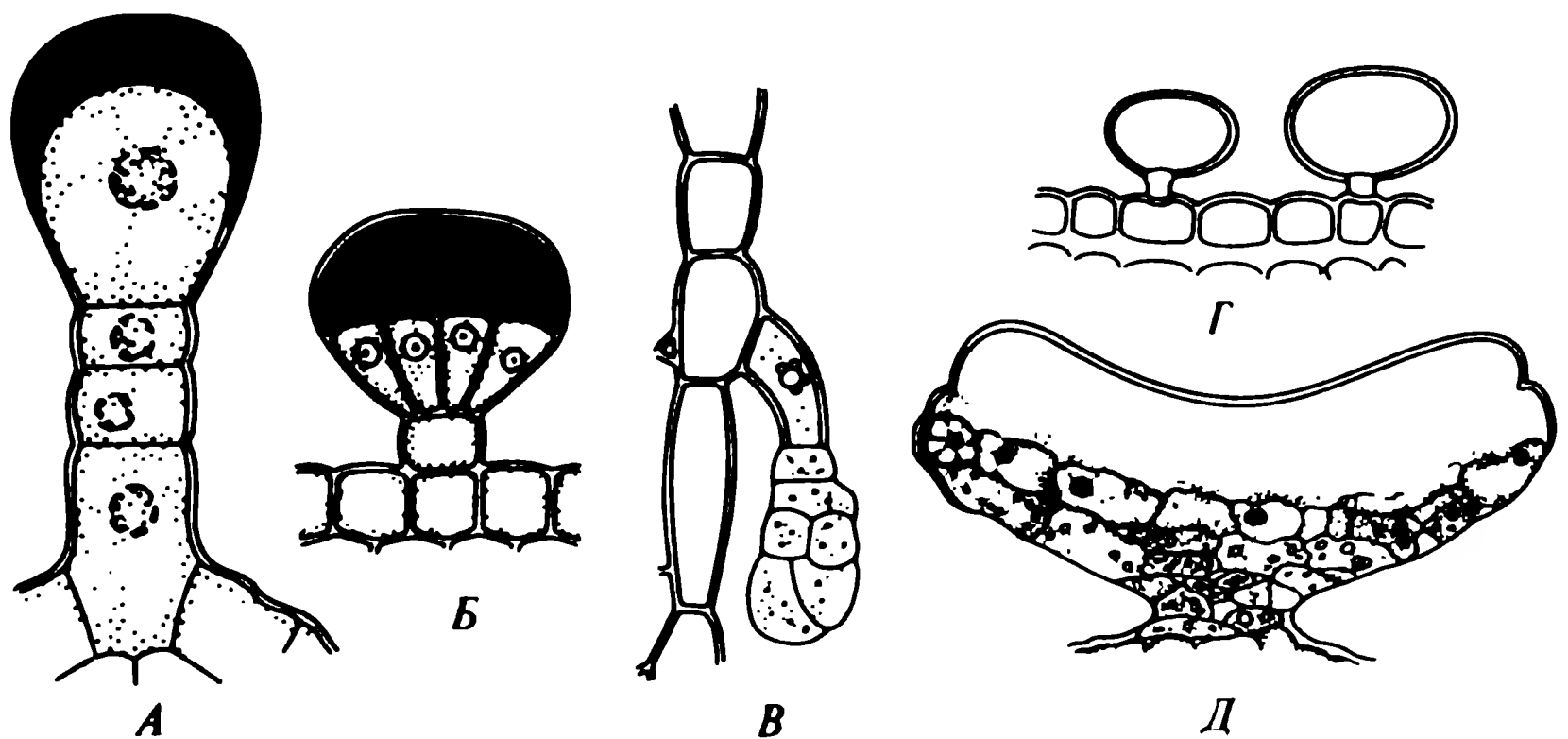


Рис. 2.21. Железистые волоски и пельтатная (щитовидная) железа:

А — волосок пеларгонии с экскретом, выделенным под кутикулу; Б — волосок розмарина; В — волосок картофеля; Г — пузырьчатые волоски лебеды с водой и солями; Д — пельтатная железа листа черной смородины

Выделительные ткани наружной секреции. К выделительным тканям наружной секреции относят железистые волоски и железы, нектарники, гидатоды — многоклеточные образования, встречающиеся в эпидерме, где накапливаются эфирные масла, смолы и дубильные вещества.

Железистые волоски представляют собой трихомы, т.е. производные эпидермы, образованные без участия нижележащих тканей. Они сохраняют живое содержимое своих клеток несколько дольше кроющих волосков. Если протопласт клеток железистого волоска разрушается, то нежные оболочки их спадаются и волосок, засохнув, отпадает. У пеларгонии, например, железистый волосок состоит из многоклеточной ножки и одноклеточной головки, которая выделяет эфирные масла в пространство между целлюлозной оболочкой и кутикулой. При разрыве кутикулы экскрет изливается наружу, после чего может образоваться новая кутикула и накопиться новая капля экскрета. Железистые волоски могут быть сидячими и на ножке, иметь одно- или многоклеточную головку. Железистые волоски с многоклеточной головкой называются **железками**. Например, у мари и лебеды имеются головчатые трихомы, которые накапливают воду и соли. **Наружные железы** часто имеют форму щитка на ножке (**пельтатные железы**), как, например, у смородины (рис. 2.21).

Нектарники чаще всего находятся в цветках (у основания завязи, на лепестках и других частях). Выделительные клетки отличаются густой цитоплазмой и выделяют сахаристую жидкость для привлечения насекомых-опылителей. **Гидатоды** — устьица, выделяющие наружу капельно-жидкую воду и растворенные в ней соли.

Глава 3

ВЕГЕТАТИВНЫЕ ОРГАНЫ ВЫСШИХ РАСТЕНИЙ

Орган — это часть растения, выполняющая определенные функции и имеющая специфичное строение. Вегетативные органы, к которым относятся корень и побег, составляют тело высших растений, обеспечивающее индивидуальную жизнь особи (рис. 3.1).

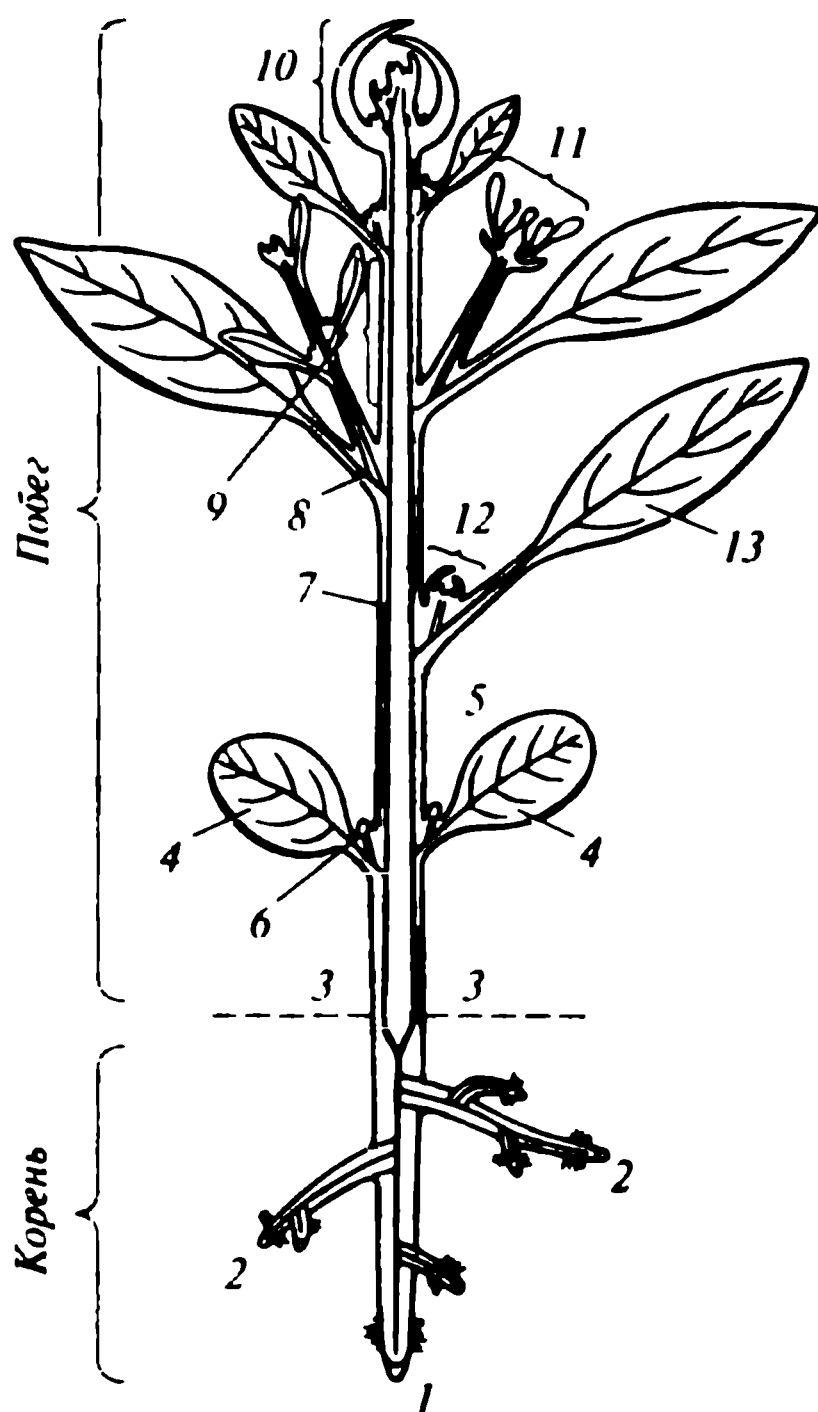


Рис. 3.1. Схема расчленения тела высшего растения на примере строения двудольного растения (показаны также репродуктивные органы):

1 — главный корень; 2 — боковые корни; 3 — гипокотиль; 4 — семядоли; 5 — эпикотиль; 6 — пазушная почка; 7 — стебель; 8 — узел; 9 — междоузлие; 10 — верхушечная почка; 11 — цветок; 12 — пазуха листа; 13 — лист

У прокариот, грибов и низших растений вегетативных органов нет, их тело представлено системой мицелия или слоевищ. Образование органов у высших растений в процессе эволюции связано с выходом их на сушу и приспособлением к наземному существованию.

КОРЕНЬ И КОРНЕВАЯ СИСТЕМА

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА КОРНЯ

Корень (лат. *radix*) — осевой орган цилиндрической формы, обладающий радиальной симметрией и положительным геотропизмом. Он способен к росту до тех пор, пока сохраняется апикальная меристема. Морфологически корень отличается от побега тем, что на нем никогда не возникают листья, а апикальная меристема прикрыта *корневым чехликом*. Корень, как и побег, может ветвиться, формируя *корневую систему*.

Функции корня:

- 1) минеральное и водное питание (поглощение воды и минеральных веществ);
- 2) закрепление растения в почве (заякоревание);
- 3) синтез продуктов первичного и вторичного метаболизма;
- 4) накопление запасных веществ;
- 5) вегетативное размножение;
- 6) симбиоз с бактериями;
- 7) выполнение функции дыхательного органа (монстера, филодендрон и др.).

ТИПЫ КОРНЕЙ И КОРНЕВЫХ СИСТЕМ

По происхождению корни делятся на главные, боковые и придаточные.

Главный корень семенных растений развивается из корешка зародыша семени. Стебель является продолжением корня, и вместе они составляют ось первого порядка. Место сочленения оси и семядольных листьев называют *семядольным узлом*. Участок, расположенный на границе главного корня и стебля, называется *корневой шейкой*. Участок стебля от корневой шейки до первых зародышевых листьев (семядолей) называют *подсемядольным коленом*, или *гипокотилем*, а от семядолей до первых настоящих листьев — *эпикотилем*, или *надсемядольным коленом*. У двудольных и голосеменных растений от главного корня в результате его ветвления отходят боковые корни первого порядка, которые закладываются эндогенно, за счет меристематической активности перицикла.

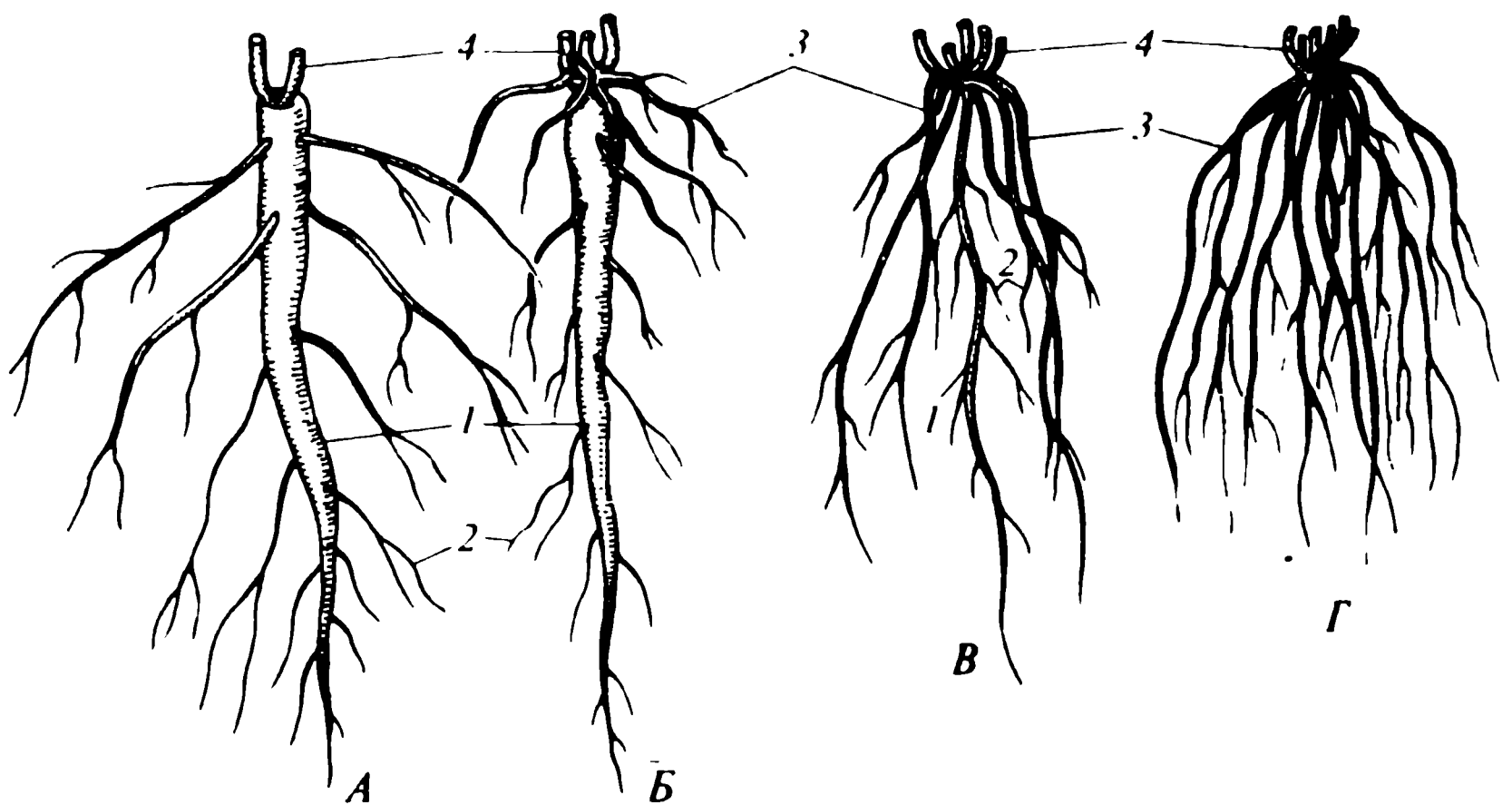


Рис. 3.2. Типы корневых систем.

По форме: А, Б — стержневая; В, Г — мочковатая. По происхождению: А — система главного корня; Б, В — смешанная корневая система; Г — система придаточных корней; 1 — главный корень; 2 — боковые корни; 3 — придаточные корни; 4 — основания побегов

Боковые корни первого порядка дают начало боковым корням второго и третьего порядков.

Корневая система, образованная системой главного и боковых корней, называется *стержневой*, а с развитой системой боковых корней — *ветвистой* (рис. 3.2) Ветвистая корневая система является разновидностью стержневой. Чем больше боковых корней отходит от главного, тем больше площадь питания растения. Чтобы искусственно активизировать главный корень на образование боковых корней, производят пикирование (прищипывание) главного корня на $1/3$ его длины. При этом на некоторое время главный корень перестает расти в длину, а боковые корни развиваются интенсивно. Рост корней в длину происходит весной и осенью, а в толщину — начинается весной и заканчивается осенью.

У большинства двудольных растений главный корень сохраняется всю жизнь. У однодольных растений главный корень не развивается, так как зародышевый корешок быстро отмирает, а от базальной его части берут начало придаточные корни. *Придаточные корни* могут образовываться от листьев, стеблей, старых корней и даже цветков и иметь ответвления первого, второго и т.д. порядков. Корневая система, образованная придаточными корнями, называется *мочковатой*, или *пучковатой* (см. рис. 3.2). У многих двудольных корневищных растений главный корень часто отмирает и преобладает система придаточных корней, отходящих от корневища (лютик ползучий, сныть обыкновенная).

У двудольных и однодольных растений часто встречается *смешанная* корневая система. Главный корень прекращает свой рост к концу вегетации первого года. На гипокотиле к этому времени развивается система придаточных корней. Впоследствии на базальной части возникают придаточные корни второго, третьего и последующих порядков, а главный корень через два-три года отмирает. Таким образом, происходит смена корневых систем: система главного корня — смешанная — придаточная.

По отношению к субстрату корни бывают следующих типов: *земляные* — развиваются в почве; *водные* — находятся в воде (у плавающих водных растений); *воздушные* — развиваются в воздушной среде (у растений, имеющих корни на стволах и листьях).

На корнях бобовых и других растений возникают особые образования — клубеньки, в которых поселяются бактерии. Эти бактерии способны фиксировать атмосферный молекулярный азот, переводя его в связанное состояние. Часть азотистых соединений, образованных таким путем, усваивает высшее растение — хозяин, отдавая при этом бактериям углеводы.

ЗОНЫ КОРНЯ

В молодом корне различают четыре зоны: *деления*, *растяжения*, *всасывания*, *проведения* (рис. 3.3).

К *зоне деления* относят верхушку конуса нарастания (протяженность менее 1 мм), где происходит активное митотическое деление клеток. Верхушечная меристема откладывает наружу клетки корневого чехлика, а внутрь — ткани остальной части корня. Эта зона состоит из тонкостенных паренхимных клеток первичной меристемы, которые прикрыты корневым чехликом, выполняющим защитную функцию при продвижении корня между частичками почвы. От соприкосновения с почвой клетки чехлика постоянно разрушаются, образуя слизь, которая предохраняет зону деления при трении о почву и продвижении корня вглубь. У большинства растений корневой чехлик восстанавливается за счет первичной меристемы, а у злаков за счет особой меристемы калиптрогена.

По теории гистогенов (Р. Ганштейн, 1868), у большинства покрытосеменных растений апикальные меристемы состоят из трех гистогенных слоев, отличающихся направлением деления клеток и имеющих по 1—4 инициальные клетки. Самый наружный слой, *дерматоген*, формирует протодерму, из которой образуются клетки корневого чехлика и *ризодерма* — первичная покровно-всасывающая ткань в зоне всасывания. Средний слой — *периблема* — дает начало всем тканям первичной коры. Внутренний слой — *плером*, из него развиваются ткани центрального осевого цилиндра.

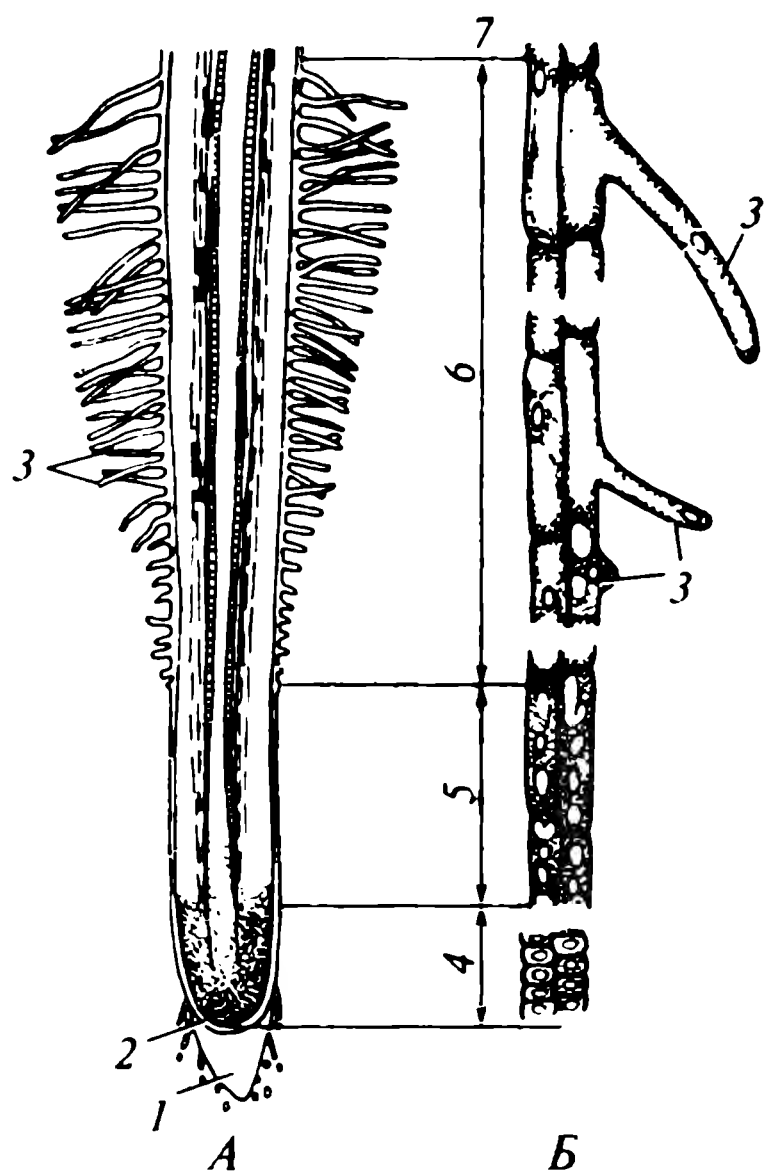


Рис. 3.3. Зоны корня (у проростка пшеницы):

А — схема строения корня; Б — периферические клетки отдельных зон при большом увеличении; 1 — корневой чехлик; 2 — калиптроген; 3 — корневые волоски; 4 — зона деления; 5 — зона растяжения; 6 — зона всасывания; 7 — зона проведения

В **зоне растяжения** клетки меристемы увеличиваются в размерах (в силу их оводнения), вытягиваются в длину, и деление клеток постепенно прекращается. Вследствие вытягивания клеток в продольном направлении осуществляются рост корня в длину и продвижение его в почве. Зону деления и зону растяжения можно объединить в одну зону за счет

сохранения в них меристематической активности — **зону роста**. Ее протяженность составляет несколько миллиметров. На границе зоны растяжения и зоны всасывания происходят дифференциация тканей и становление первичного строения корня. Формируются ризодерма, первичная кора и центральный осевой цилиндр.

Зона всасывания, протяженность которой от нескольких миллиметров до нескольких сантиметров, характеризуется наличием корневых волосков, являющихся выростами клеток ризодермы. При их формировании ядро перемещается в переднюю часть корневого волоска. Корневые волоски увеличивают всасывающую поверхность корня и обеспечивают активное всасывание воды и растворов солей, но они недолговечны (живут 10—20 дней). Новые корневые волоски образуются под зоной всасывания, а отмирают над зоной всасывания. По мере роста растения зона всасывания постепенно перемещается и растение имеет возможность поглощать минеральные вещества из разных слоев почвы.

Зона проведения (укрепления) тянется вплоть до корневой шейки и составляет большую часть протяженности корня. В этой зоне идет интенсивное ветвление главного корня и появляются боковые корни.

ПЕРВИЧНОЕ СТРОЕНИЕ КОРНЯ

Микроскопическое строение корня в зоне всасывания называется первичным потому, что в ней происходит дифференциация

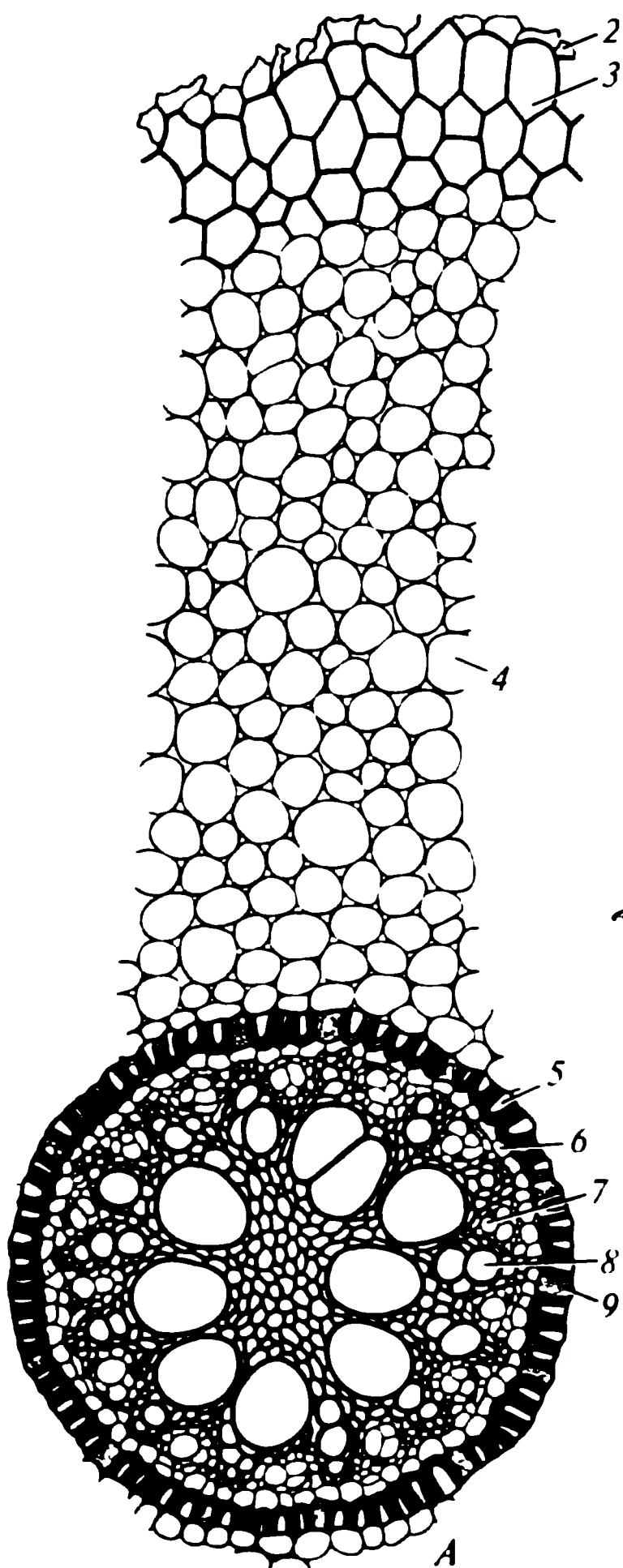
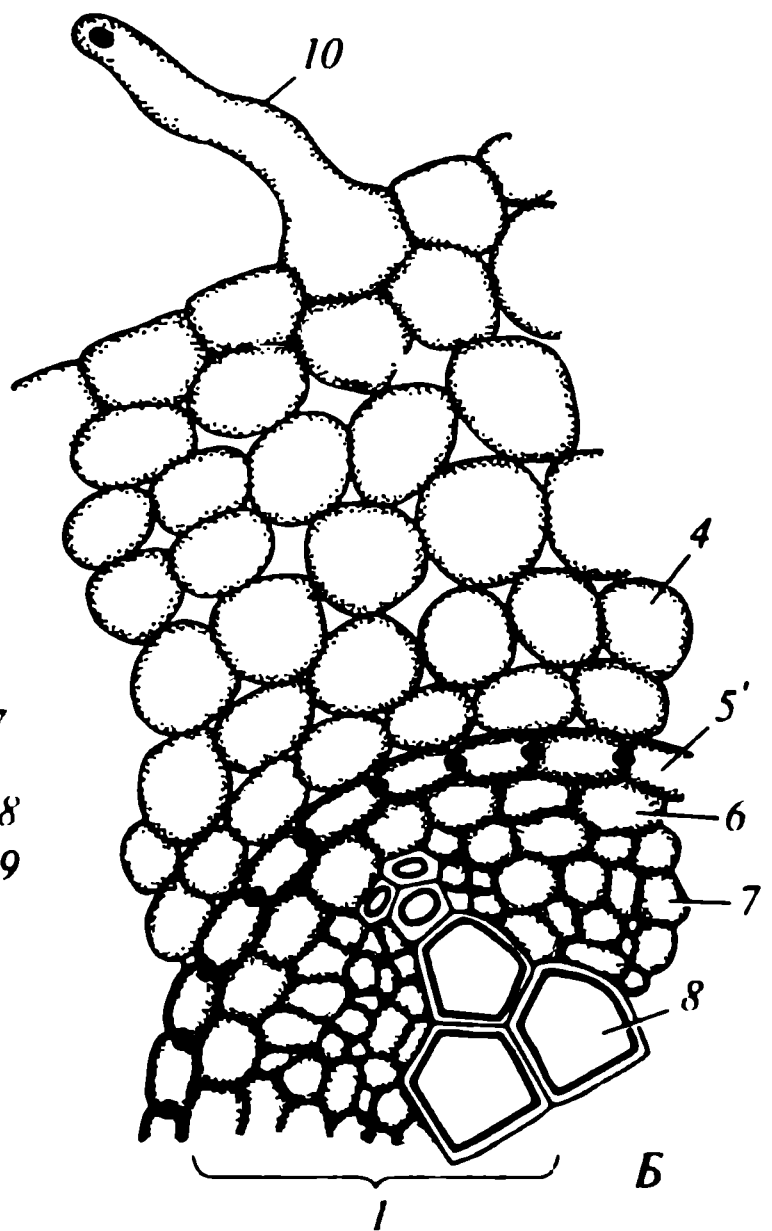


Рис. 3.4. Первичное строение корня однодольного (А) и двудольного (Б) растения (поперечные срезы):

1 — центральный (осевой) цилиндр; 2 — остатки эпиблемы; 3 — экзодерма; 4 — мезодерма; 5 — эндодерма с подковообразными утолщениями; 5' — эндодерма с поясками Каспари; 6 — перицикл; 7 — первичная флоэма; 8 — сосуды первичной ксилемы; 9 — пропускные клетки эндодермы; 10 — корневой волосок



ция тканей из первичной меристемы конуса нарастания. Первичное строение корня в зоне всасывания можно наблюдать у двудольных растений, а у однодольных — оно сохраняется на протяжении всей жизни растения. На поперечном срезе корня первичного строения выделяют три основные части: *покровно-всасывающую ткань, первичную кору и центральный осевой цилиндр* (рис. 3.4).

Покровно-всасывающая ткань (ризодерма, эпиблема) выполняет как покровную функцию, так и функцию интенсивного всасывания воды и минеральных веществ из почвы (рис. 7 цв. вкл.). Клетки ризодермы живые, с тонкой целлюлозной стенкой. Из некоторых

клеток ризодермы формируются корневые волоски. Каждый корневой волосок представляет собой длинный вырост одной из клеток ризодермы, в кончике его обычно находится ядро клетки. Корневой волосок содержит тонкий пристенный слой цитоплазмы, более плотный на вершукке волоска, а в центре — крупную вакуоль. Корневые волоски недолговечны и в зоне укрепления отмирают. Физиологически зона всасывания представляет собой очень важную часть корня. Клетки ризодермы поглощают водные растворы всей поверхностью наружных стенок. Развитие корневых волосков во много раз увеличивает поверхность поглощения. Зона всасывания имеет протяженность от 1 до 1,5 см. .

Со временем ризодерма может слущиваться, и тогда покровную функцию выполняет экзодерма, а после ее разрушения — слой клеток мезодермы, а иногда мезодермы и перицикла, стенки которых опробковывают и одревесневают. Поэтому старые корни однодольных растений имеют меньший диаметр, чем молодые.

Первичная кора корня развита более мощно, чем центральный осевой цилиндр. Она состоит из трех слоев: *экзодермы*, *мезодермы* (паренхимы первичной коры) и *эндодермы*. Клетки экзодермы многоугольные по форме, плотно сомкнутые, расположены в несколько рядов. Клеточные стенки пропитаны суберином, т. е. опробковывают. Это обеспечивает непроницаемость клеток для воды и газов. В экзодерме, обычно под корневыми волосками, сохраняются *пропускные клетки* с тонкими целлюлозными стенками, через которые проходят вода и минеральные вещества, поглощенные ризодермой (рис. 8 цв. вкл.).

Под экзодермой находятся живые паренхимные клетки *мезодермы*. Это наиболее широкая часть первичной коры. Клетки мезодермы выполняют запасающую функцию, а также функцию проведения воды и растворенных в ней солей от корневых волосков в центральный осевой цилиндр.

Внутренний однорядный слой первичной коры представлен *эндодермой*. Клетки эндодермы плотно сомкнуты и почти квадратные в поперечном сечении. В зависимости от степени утолщения клеточной стенки различают два типа эндодермы — эндодерму с *поясками Каспари* (на поперечном срезе они выглядят как *пятна Каспари*) и эндодерму с *подковообразными утолщениями стенок*.

Эндодерма с поясками Каспари — это начальный этап формирования эндодермы, при котором утолщению подвергаются лишь ее радиальные стенки за счет отложения веществ, сходных по химическому составу с суберином и лигнином. Эти вещества закрывают в местах своего отложения плазмодесменные каналы, но при этом сохраняется симпластический транспорт веществ.

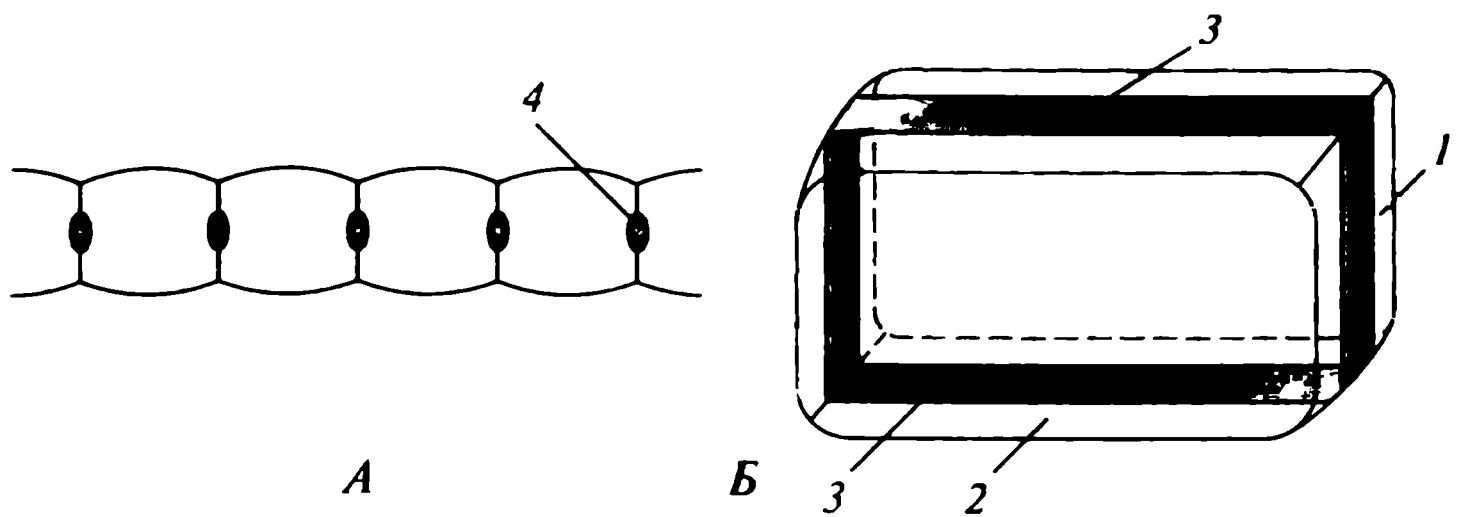


Рис. 3.5. Схема строения клетки эндодермы:

А — общий вид; *Б* — поперечный разрез клеток; *1* — поперечная стенка клетки; *2* — продольная радиальная стенка; *3* — пояс Каспари; *4* — пятна Каспари

У многих двудольных и голосеменных растений процесс дифференциации эндодермы поясками Каспари заканчивается. Эндодерма с подковообразными утолщениями развивается чаще у однодольных растений, когда в клетках эндодермы происходит дальнейшее утолщение клеточных стенок за счет отложения суберина. Образуется толстая вторичная клеточная стенка, которая в дальнейшем одревесневает. Неутолщенной остается только наружная клеточная стенка (рис. 3.5). Однако среди толстостенных клеток в эндодерме встречаются клетки с тонкими целлюлозными оболочками — это пропускные клетки. Они обычно распола-

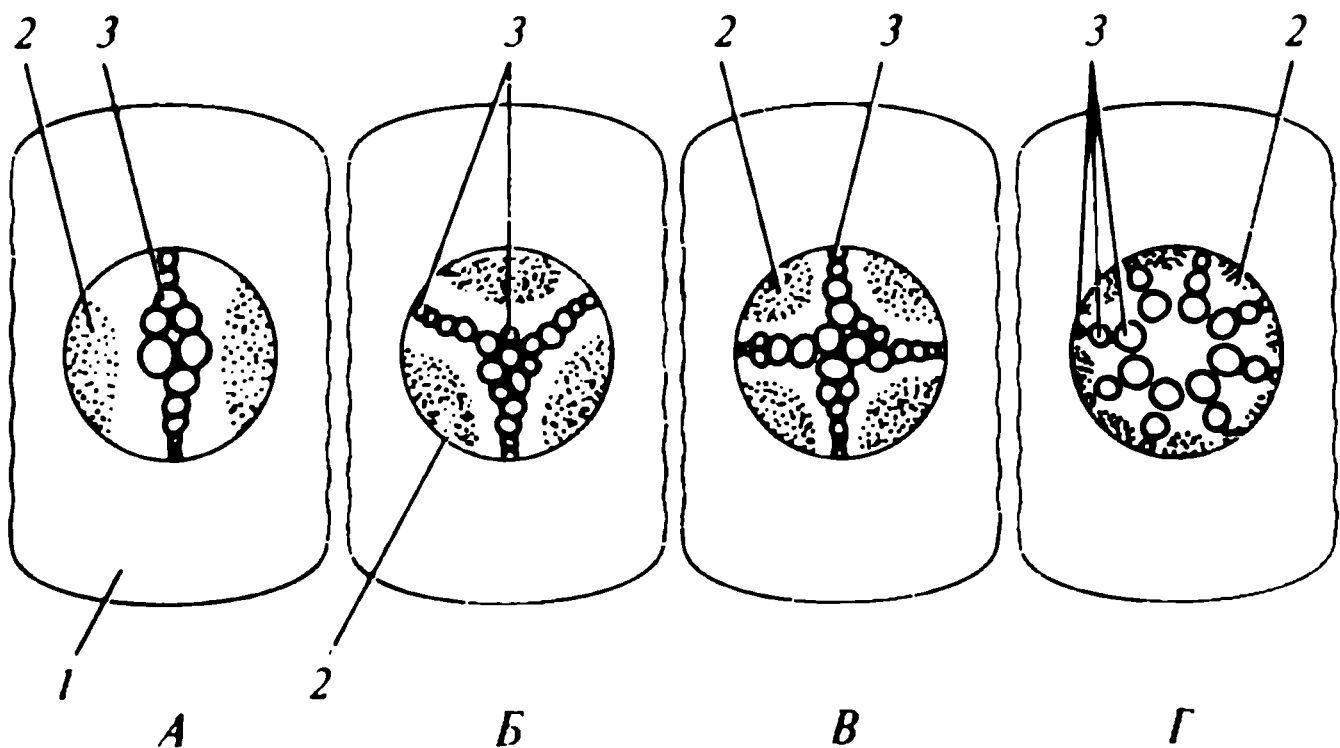


Рис. 3.6. Различные типы строения центрального осевого цилиндра корня (первичное строение):

А — диархный; *Б* — триархный; *В* — тетраархный; *Г* — полиархный. Типы *А* — *В* характерны для двудольных, тип *Г* найден у многих однодольных; *1* — участок первичной коры; *2* — первичная флоэма; *3* — первичная ксилема

гаются напротив лучей ксилемы радиального пучка. Считается, что эндодерма выполняет роль гидравлического барьера, способствуя продвижению минеральных веществ и воды из первичной коры в центральный осевой цилиндр и препятствуя их выходу обратно.

Центральный осевой цилиндр начинается с клеток перицикла, который обычно в молодых корнях состоит из живых тонкостенных паренхимных клеток, расположенных в один ряд (может быть и многослойным, например у грецкого ореха) Клетки перицикла дольше других тканей корня сохраняют свойства меристемы и способность к новообразованиям. Из перицикла образуются боковые корни, поэтому его называют *корнеродным* слоем. Проводящая система корня представлена одним радиальным сосудисто-волокнистым пучком, в котором группы элементов первичной ксилемы чередуются с участками первичной флоэмы. Образованию пучка предшествует заложение прокамбия в виде центрального тяжа. Дифференциация прокамбия в элементы протофлоэмы и протоксилемы происходит экзархно, т.е. от периферии к центру корня. Центростремительно протоксилема сменяется

Таблица 3.1. Формирование тканей корня первичного и вторичного строения

	Первичные меристемы	Первичные ткани	Вторичные меристемы	Вторичные ткани
Апикальная меристема	Дерматоген → (протодерма)	Ризодерма (эпиблема)		
	Периблема →	Первичная кора: экзодерма, мезодерма, эндодерма		
	Плером →	Центральный осевой цилиндр: первичная флоэма, первичная ксилема, перицикл	Камбий Феллоген	Вторичная флоэма Вторичная ксилема Феллема Феллодерма

более широкопросветными элементами метаксилемы. У двудольных растений в радиальном пучке могут встречаться один луч ксилемы и один тяж флоэмы — монархный пучок; два луча — диархный; три-, тетра- и пентархные пучки (рис. 3.6). У однодольных растений количество лучей от шести и более — полиархные пучки, так как в центре корня располагаются лучи первичной ксилемы (рис. 9 цв. вкл.). Корни в отличие от стеблей не имеют сердцевины.

У однодольных и споровых архегониальных растений строение корня остается без значительных изменений в течение всей жизни. У голосеменных и двудольных растений на границе зоны всасывания и зоны проведения происходит переход от первичного строения корня к вторичному (табл. 3.1).

ВТОРИЧНОЕ СТРОЕНИЕ КОРНЯ

В корнях голосеменных и двудольных растений камбий возникает в виде деятельной прослойки (камбиальных дуг) за счет тангентального деления тонкостенных клеток, расположенных с внутренней стороны от флоэмных тяжей. На поперечном срезе камбий имеет вид однослойных вогнутых внутрь дуг (рис. 10 цв. вкл.).

Когда дуги камбия достигают перицикла, его клетки тоже начинают делиться, образуя клетки, соединяющие дуги камбия в единое камбиальное кольцо. В функциональном отношении этот слой неоднороден. Между элементами вторичной ксилемы и внутренним слоем вторичной флоэмы находится *пучковый камбий*, а части перициклического происхождения, огибающие первичные лучи ксилемы, — *камбий межпучковый*. Межпучковый камбий образует паренхимные клетки, отходящие от радиальных лучей первичной ксилемы, называемых *сердцевинными лучами*. Так как в корнях нет сердцевины, правильнее их называть *паренхимными лучами*.

Паренхимные лучи, образованные межпучковым камбием, — это изначально «первичные лучи». Клетки камбия образуют к центру *вторичную ксилему (древесину)*, а к периферии — *вторичную флоэму (луб)*. Вторичной ксилемы всегда бывает больше, чем вторичной флоэмы, и она оттесняет камбий наружу. При этом дуги камбия сначала выпрямляются, а затем принимают выпуклую форму (рис. 3.7).

Переход от первичного к вторичному строению корня показан на рис. 7 цв. вкл. и рис. 3.8.

Таким образом, в результате деятельности камбия в корне между лучами первичной ксилемы формируются открытые коллатеральные сосудисто-волокнистые пучки, число которых равно

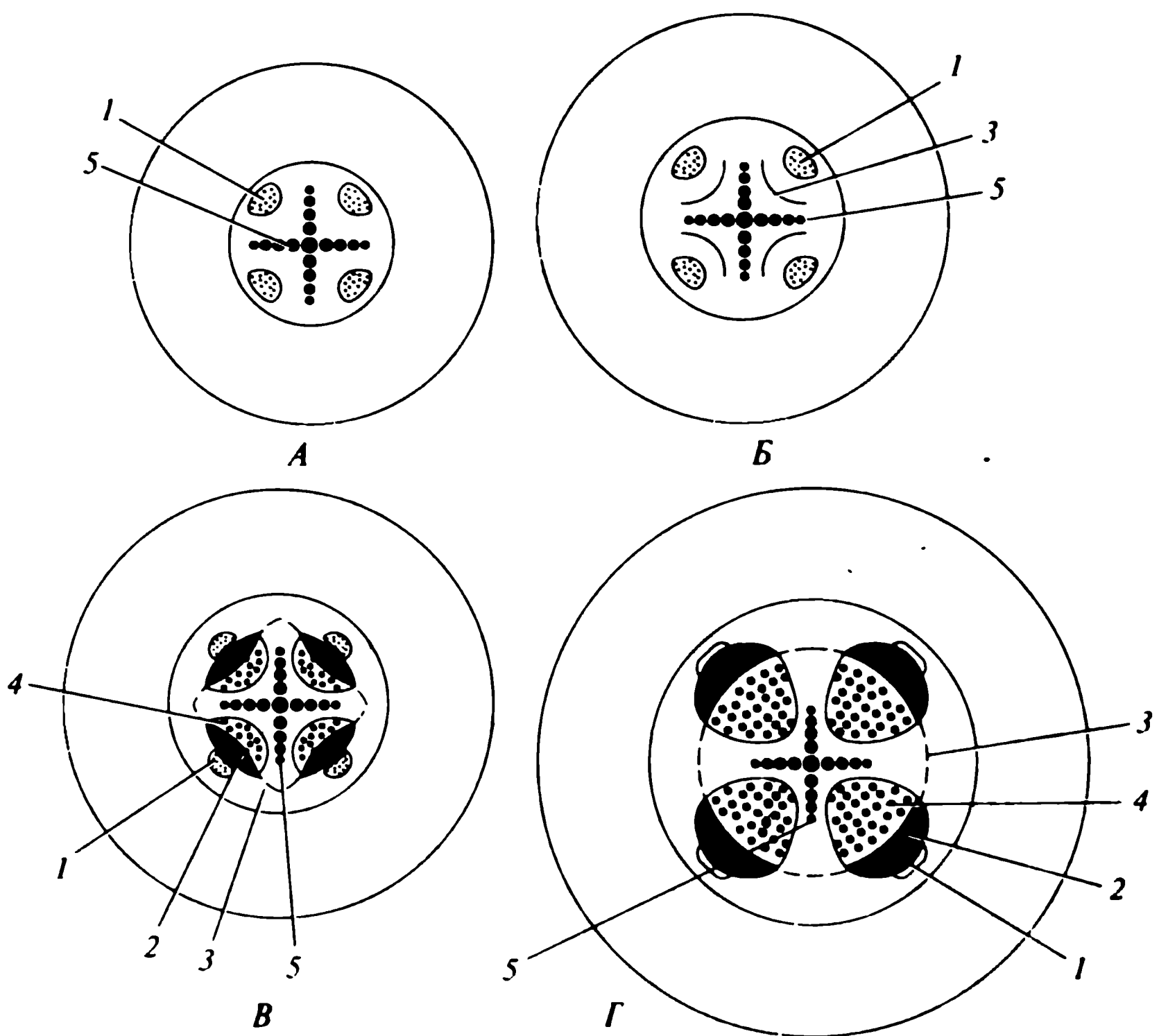


Рис. 3.7. Схема развития вторичного строения корня:

А — первичное строение; *Б* — заложение камбия; *В* — начало образования вторичных коллатеральных пучков; *Г* — вторичное строение корня; *1* — первичная флоэма; *2* — вторичная флоэма; *3* — камбий; *4* — вторичная ксилема; *5* — первичная ксилема

числу лучей первичной ксилемы. Первичная флоэма при этом оттесняется вторичными тканями к периферии и сплющивается (см. рис. 3.8).

В перицикле кроме межпучкового камбия может закладываться *феллоген*, дающий начало *перидерме* — вторичной покровной ткани. При тангентальном делении клеток феллогена наружу отделяются клетки пробки, а внутрь — клетки феллодермы. Непроницаемость клеток пробки, пропитанных суберином, является причиной изоляции первичной коры от центрального осевого цилиндра. Первичная кора при этом постепенно отмирает и сбрасывается. Все ткани, располагающиеся от периферии до камбия, входят в понятие «вторичная кора».

В самом центре осевого цилиндра сохраняются лучи первичной ксилемы (от одного до пяти), между которыми располага-

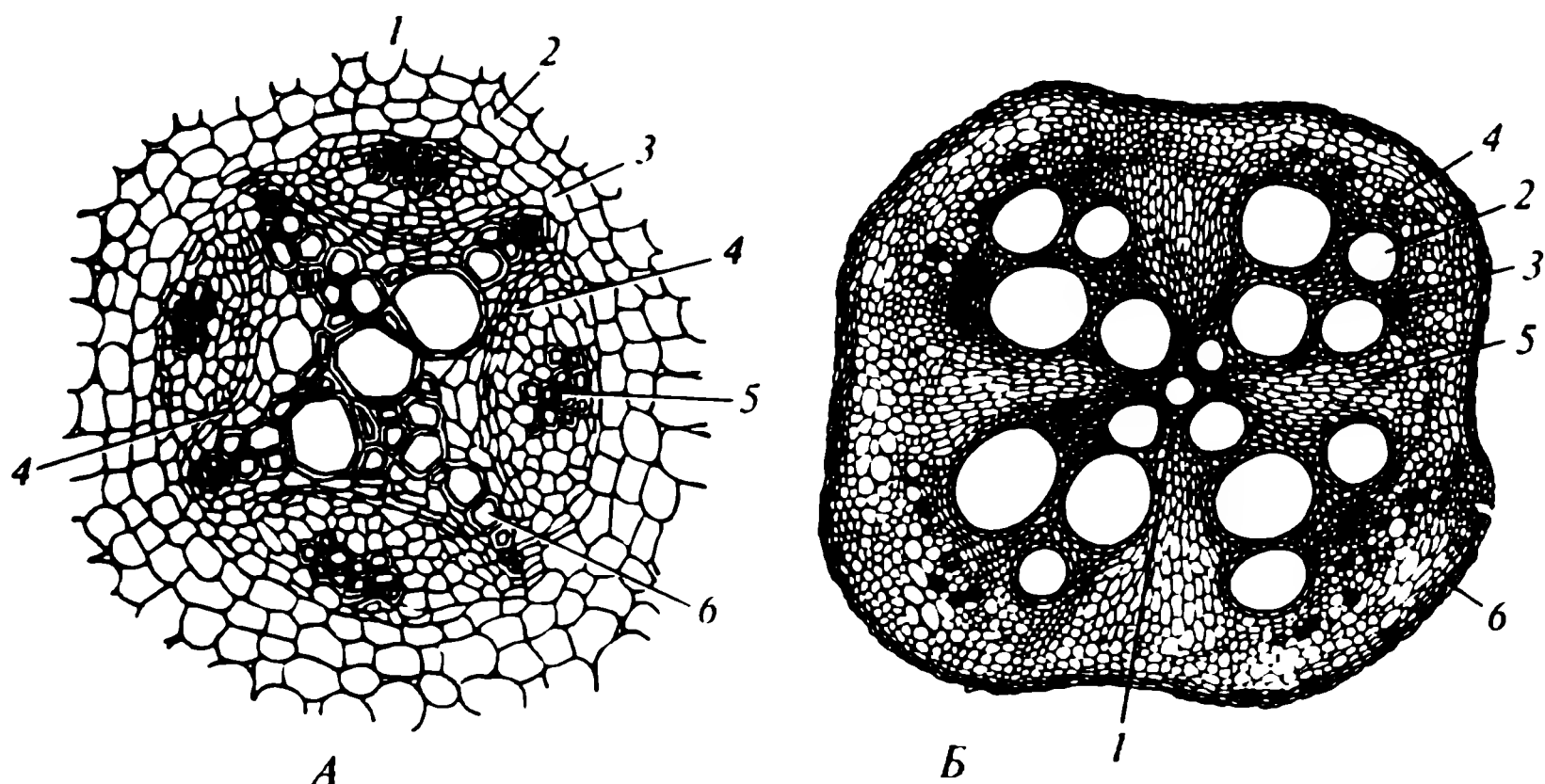


Рис. 3.8. Заложение камбиального кольца (А) и вторичное строение корня двудольного растения (Б — тыква), поперечные срезы:

А: 1 — внутренние слои первичной коры; 2 — эндодерма; 3 — перицикл; 4 — камбий; 5 — первичная флоэма; 6 — первичная ксилема; Б: 1 — остаток первичной ксилемы; 2 — сосуды и трахеиды вторичной ксилемы; 3 — камбий; 4 — вторичная флоэма; 5 — сердцевинный луч; 6 — покровная ткань

ются открытые коллатеральные пучки в количестве, соответствующем лучам первичной ксилемы (см. рис. 3.8; рис. 11, 12 цв. вкл.).

МЕТАМОРФОЗЫ КОРНЕЙ

Для корней характерны разнообразные метаморфозы — изменения внешнего вида и приобретение соответствующих дополнительных функций.

Микориза. Это симбиотическое взаимодействие гиф гриба и корневых окончаний растения. Грибы, живущие на корнях растений, используют органические вещества, синтезируемые зеленым растением, и поставляют растению из почвы воду и минеральные вещества. Благодаря сильно разветвленным гифам гриба у растения увеличивается всасывающая поверхность. Но иногда симбиоз может переходить в паразитизм, например, когда гифы гриба наносят растению вред, угнетая его рост, или когда растение начинает использовать клеточное содержимое гиф гриба, проникших в коровую паренхиму растения.

Клубеньки. Наличие клубеньков характерно для представителей семейства бобовые (люпин, клевер и др.). Клубеньки образуются в результате проникновения через корневые волоски в кору корня бактерий рода *Rizobium*. Бактерии вызывают усиленное деление

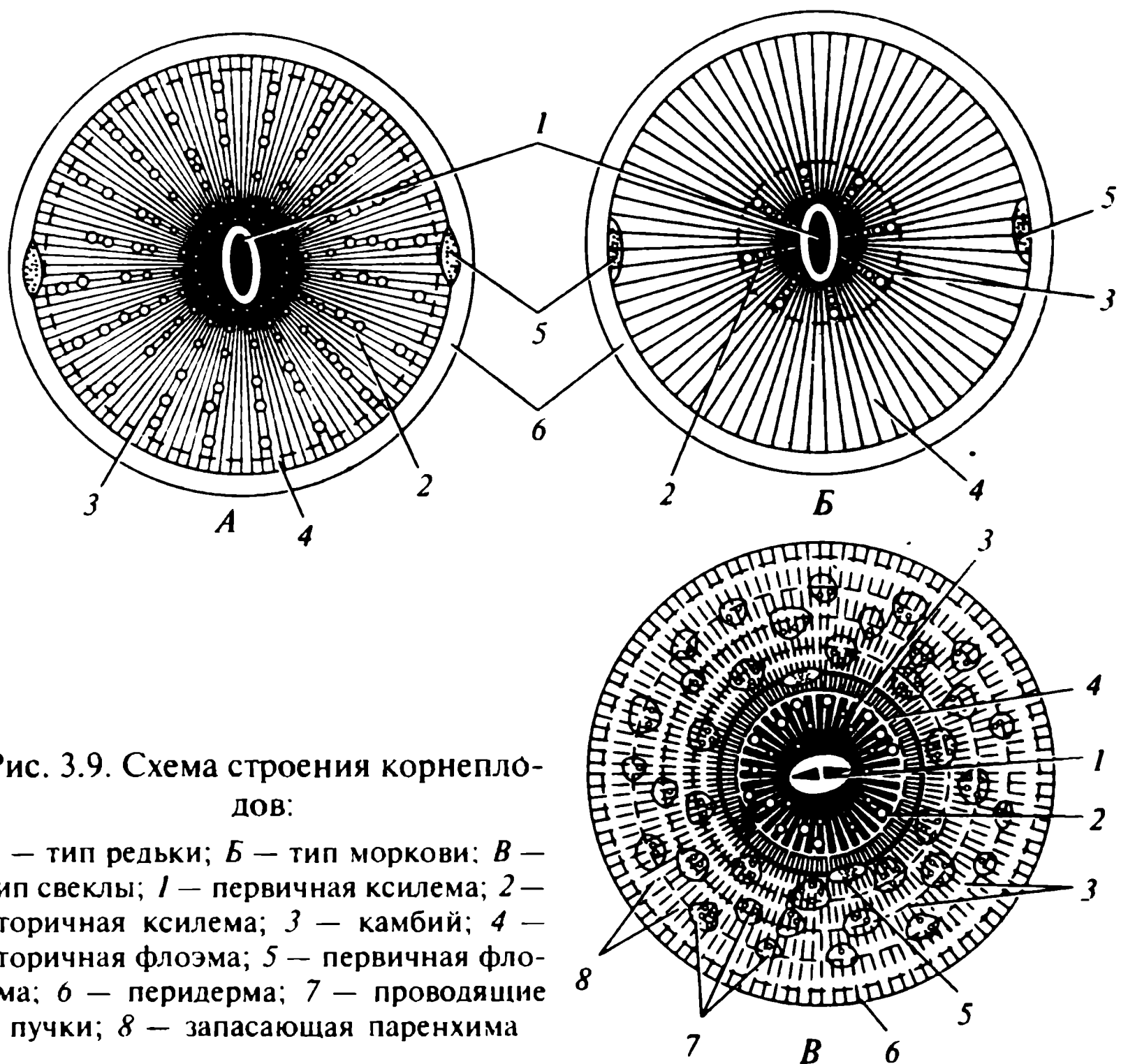


Рис. 3.9. Схема строения корнеплодов:

А — тип редьки; Б — тип моркови; В — тип свеклы; 1 — первичная ксилема; 2 — вторичная ксилема; 3 — камбий; 4 — вторичная флоэма; 5 — первичная флоэма; 6 — перидерма; 7 — проводящие пучки; 8 — запасаящая паренхима

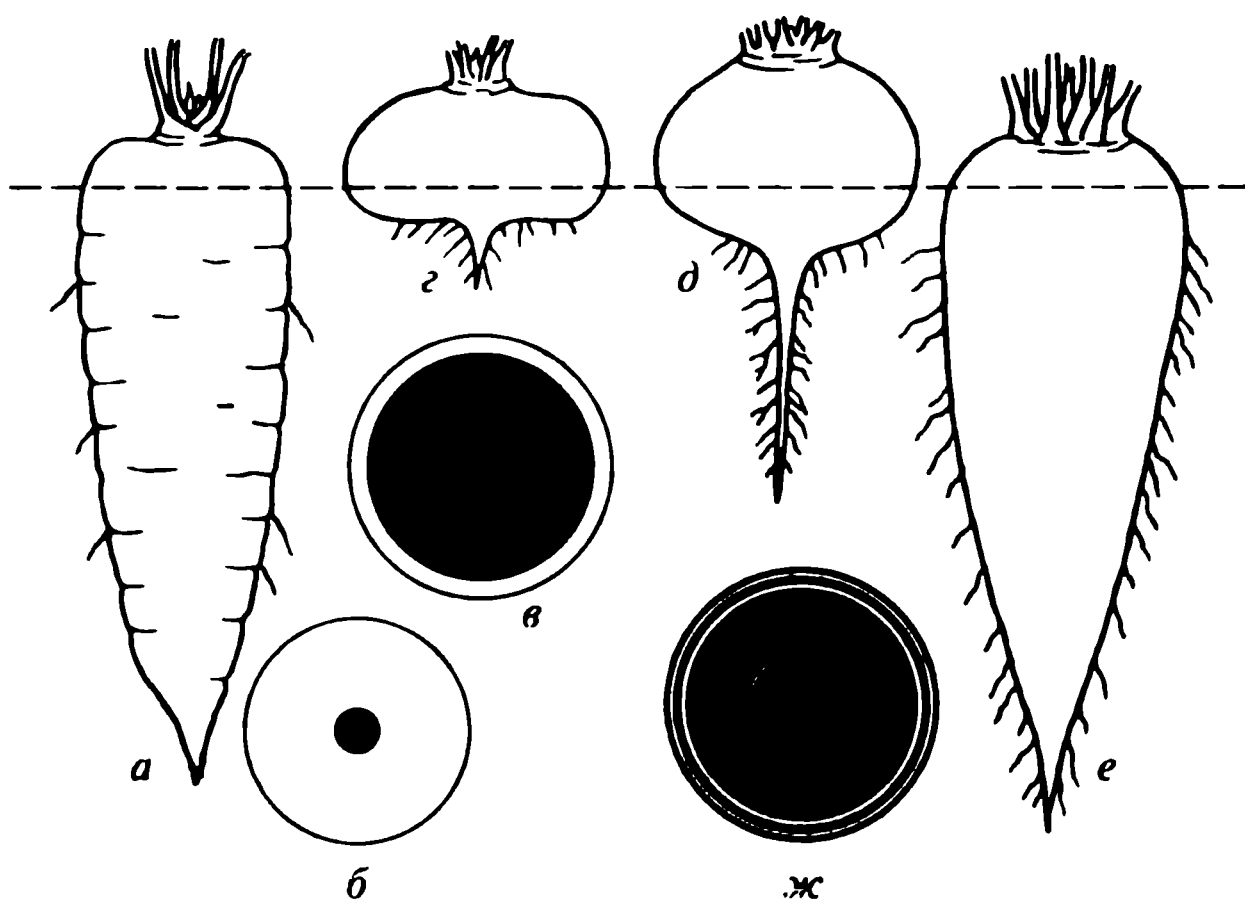


Рис. 3.10. Корнеплоды моркови (а, б), репы (в, г), свеклы (д, е, ж).

На поперечных срезах ксилема показана черным, пунктирной линией обозначена граница стебля и корня

паренхимы, которая образует выросты бактериоидной ткани на корне — клубеньки. Бактерии фиксируют атмосферный молекулярный азот и переводят его в связанное состояние в виде азотистых соединений, усваиваемых растением. Бактерии в свою очередь используют вещества, находящиеся в корнях растения.

Такой симбиоз очень важен для почв и используется в сельском хозяйстве для их обогащения азотистыми веществами.

Воздушные корни. У многих тропических травянистых растений, живущих на деревьях (здесь они получают необходимое количество солнечного света), образуются воздушные корни, которые свободно свисают вниз. Воздушные корни способны усваивать влагу в виде дождя и росы. На их поверхности образуется всеобразная покровная ткань *веламен* в виде многослойной мертвой ткани, клетки которой имеют спиральные или сетчатые утолщения.

Корневые клубни. У многих двудольных и однодольных растений в результате метаморфоза придаточных корней образуются корнеклубни (чистяк весенний, любка двулистная, ятрышник пятнистый и т. д.). Корневые клубни имеют ограниченный рост и приобретают овальную или веретеновидную форму. Такие клубни выполняют запасающую функцию, а поглощение почвенных растворов за них выполняют хорошо ветвящиеся всасывающие корни. У некоторых растений (таких как георгин, лилейник) корнеклубни выполняют запасающую функцию только в определенной части — базальной, срединной, а остальная часть клубня имеет типичное строение корня.

Такие корнеклубни могут выполнять как запасающую, так и всасывающую функции.

Корнеплоды. В образовании корнеплода могут участвовать различные части растения, например разросшаяся базальная часть главного корня, утолщенный гипокотиль и др. Короткокорнеплодные сорта представителей семейства капустные (редис, репа) имеют плоский или округлый клубень, большая часть которого представлена разросшимся гипокотилем. Такие корнеплоды имеют вторичное анатомическое строение при диархной первичной ксилеме и хорошо развитой вторичной ксилеме, выполняющей запасающую функцию (рис. 13 цв. вкл., рис. 14 цв. вкл.). Клубень длиннокорнеплодных сортов представителей семейства сельдерейные (морковь, пастернак, петрушка) состоит из утолщенной базальной части главного корня (рис. 3.9). Эти корнеклубни также имеют диархную первичную ксилему, но запасающую функцию выполняет разросшаяся вторичная флоэма (рис. 15 цв. вкл.). Корнеплод свеклы имеет поликамбиальное строение, которое достигается многократным заложением камбиальных колец, соответственно многокольцевое расположение проводящих тканей (рис. 3.10).

ПОБЕГ И СИСТЕМА ПОБЕГОВ

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ПОБЕГА И ПОЧКИ

Морфология побега. *Побегом* называется стебель с листьями и почками. В более узком значении под побегом нужно понимать однолетний неразветвленный стебель с листьями и почками, развившийся из почки или семени. Он является одним из основных органов высших растений. Побег развивается из почечки зародыша, или пазушной почки. Таким образом, почка является зачаточным побегом. Функция побега состоит в воздушном питании растения. Видоизмененный побег — в виде цветка (или спороносного побега) — выполняет функцию размножения.

Основными органами побега являются стебель и листья, формирующиеся из меристемы конуса нарастания и обладающие единой проводящей системой (рис. 3.11). Участок стебля, от которого отходит лист (или листья), называют *узлом*, а расстояние между узлами — *междоузлием*. В зависимости от длины междоузлия каждый повторяемый узел с междоузлием называется *метамером*. Как правило, метамеров вдоль оси побега бывает много, т.е. побег состоит из серии метамеров. В зависимости от длины междоузлий побеги бывают удлинёнными (у большинства древесных растений) и укороченными (например, у яблони). У таких травянистых растений, как одуванчик, земляника, подорожник, укороченные побеги представлены в виде прикорневой розетки.

Стеблем называют орган, представляющий собой ось побега и несущий на себе листья, почки и цветки. Основные функции стебля — опорная, проводящая, запасаящая; кроме того, он явля-

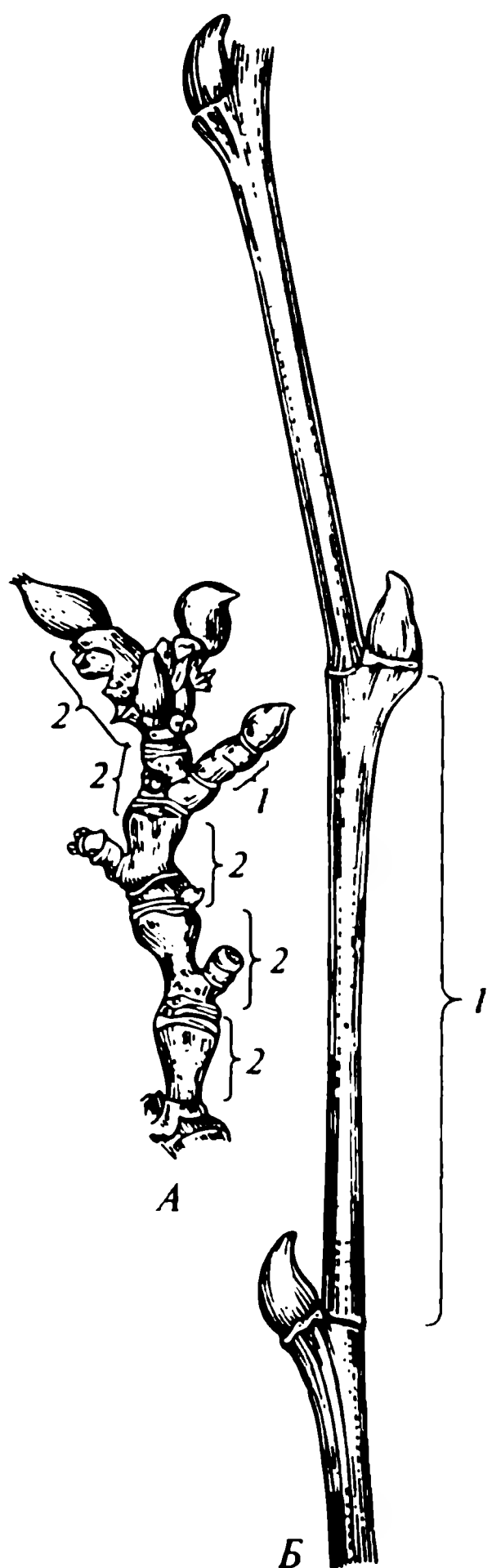


Рис. 3.11. Основные части побега.

Укороченный (А) и удлинённый побеги (Б) платана восточного: 1 — междоузлие; 2 — годовые приросты

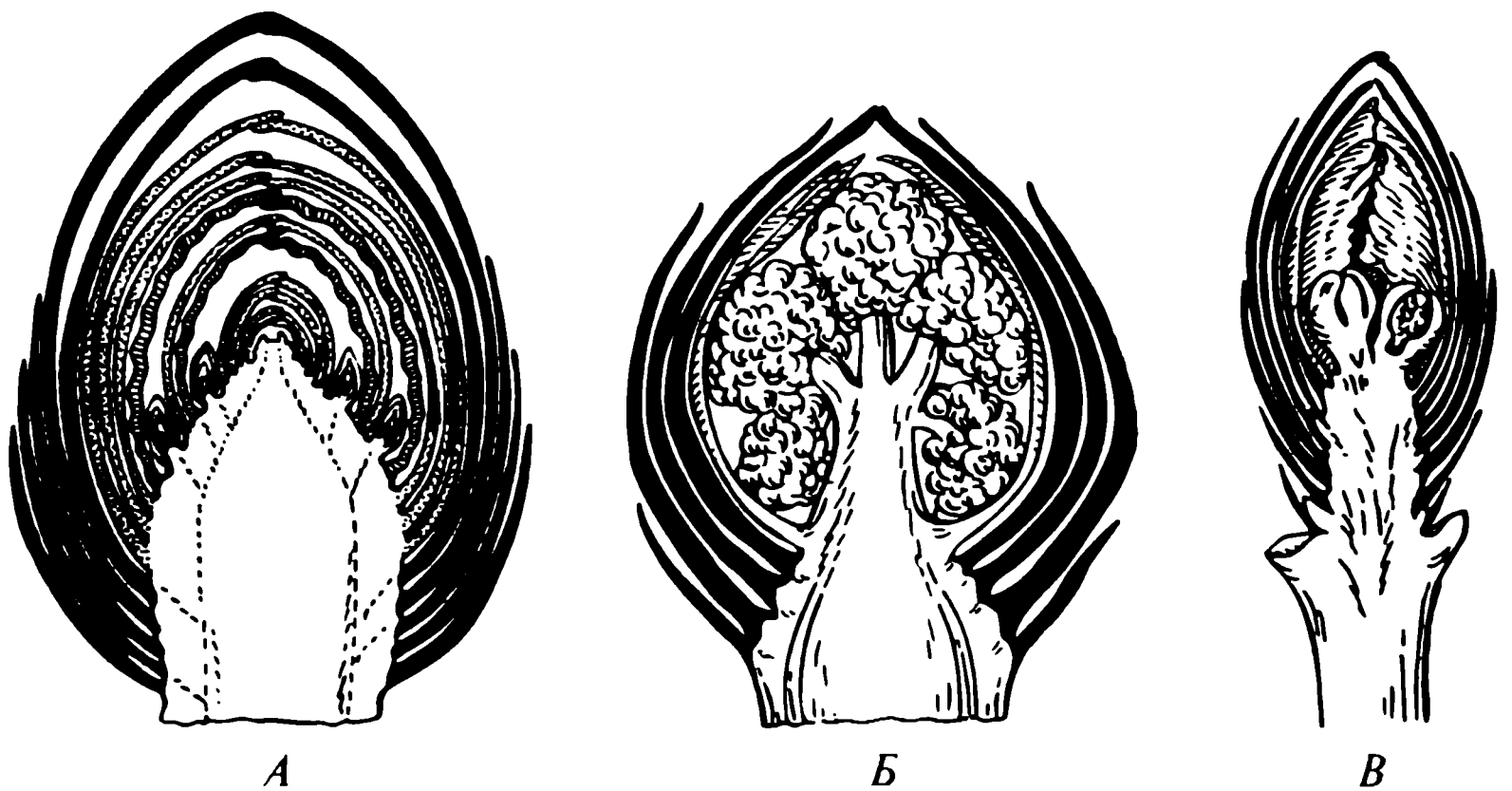


Рис. 3.12. Различные типы закрытых почек:

А — вегетативная (дуб); *Б* — вегетативно-генеративная (бузина); *В* — генеративная (вишня)

ется органом вегетативного размножения. Через стебель осуществляется связь между корнями и листьями. У некоторых растений только стебель выполняет функцию фотосинтеза (хвош, кактус). Главная внешняя черта, отличающая побег от корня, — наличие листьев.

Лист — это плоский боковой орган, отходящий от стебля и обладающий ограниченным ростом. Основные функции листа — фотосинтез, газообмен, транспирация. Угол между листом и вышележащим участком стебля называется листовой пазухой.

Почка — это зачаточный, но еще не развившийся побег. В классификацию почек положены различные признаки. По составу и функциям почки бывают вегетативными, вегетативно-генеративными и генеративными (рис. 3.12). Вегетативная почка состоит из конуса нарастания стебля, зачатков листьев, зачатков почек и почечных чешуй. В вегетативно-генеративных почках заложен ряд метамеров, а конус нарастания трансформируется в зачаточный цветок или соцветие. Генеративные, или цветочные, почки имеют только зачаток соцветия (вишня) или одиночный цветок.

По наличию защитных чешуй почки бывают закрытыми и открытыми (рис. 3.13). Закрытые почки имеют кроющие чешуи, защищающие их от иссушения и колебания температур (у большинства растений наших широт). Закрытые почки могут впадать на зиму в состояние покоя, поэтому их еще называют зимующими. Открытые почки — голые, без защитных чешуй. Конус нарастания у них защищен зачатками срединных листьев (у крупины ломкой, у древесных пород тропиков и субтропиков, у волных цветковых

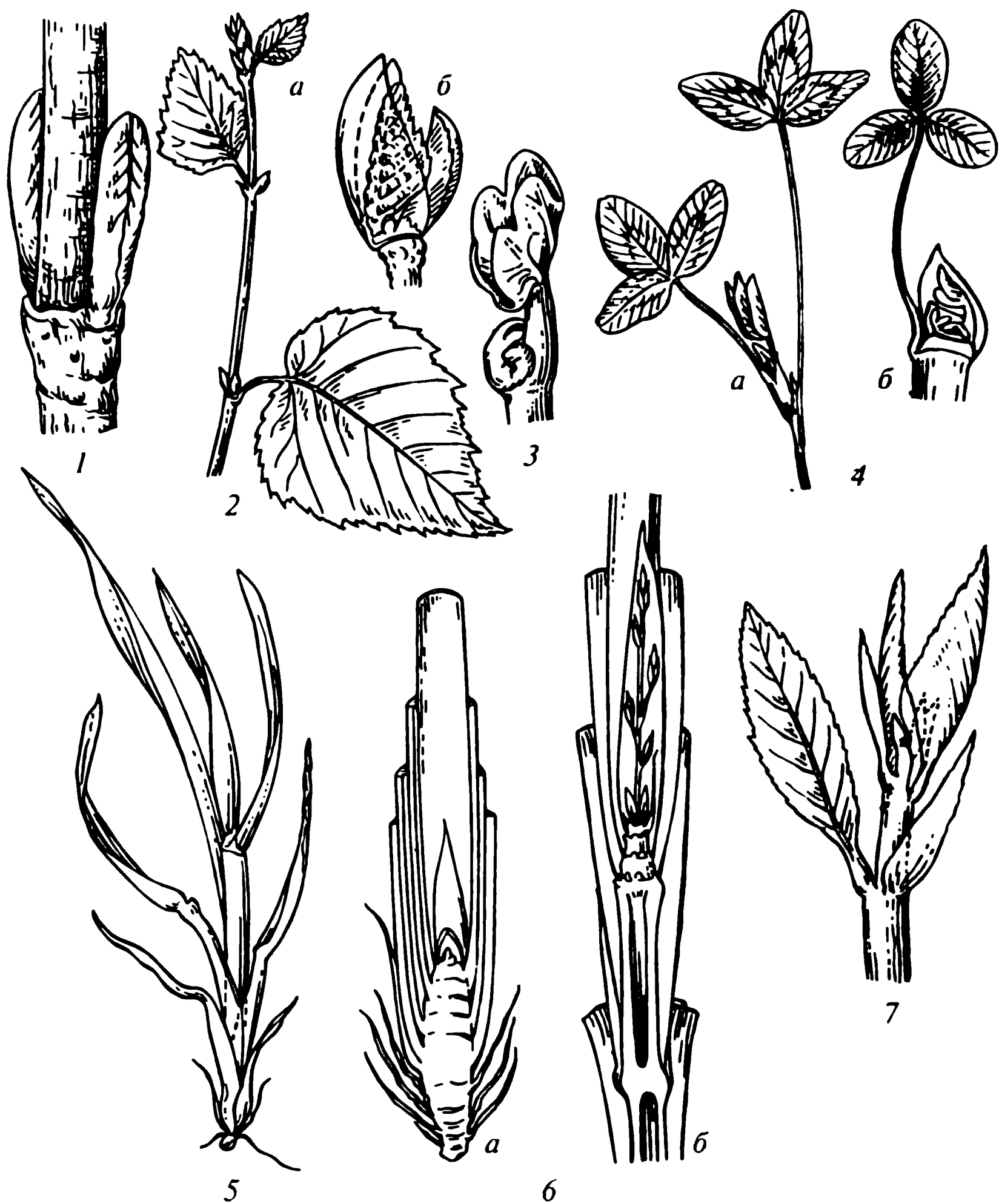


Рис. 3.13. Строение открытых почек:

1 — зимующие почки калины-гордовины; 2 — береза, кончик растущего побега (а) и его верхушечная почка (б); 3 — почка настурции; 4 — почка клевера, общий вид (а) и схема внутреннего строения (б); 5 — побег злака; 6 — схема продольного разреза его верхушечной почки, вегетативной (а) и вегетативно-генеративной (б); 7 — черемуха, кончик растущего побега

растений). Почки, из которых весной образуются побеги, называются почками *возобновления*.

По месту расположения на стебле почки бывают верхушечными и боковыми. За счет *верхушечной почки* осуществляется рост основного побега; за счет *боковых почек* — ветвление побега. Если

верхушечная почка отмирает, в рост трогается боковая почка. Генеративная верхушечная почка после развертывания верхушечного цветка или соцветия больше не способна к верхушечному росту.

Пазушные почки закладываются в пазухах листьев и дают боковые побеги следующего порядка. Пазушные почки имеют такое же строение, как и верхушечные. Конус нарастания представлен первичной меристемой, защищенный зачаточными листочками, в пазухах которых находятся пазушные почки. Многие пазушные почки находятся в состоянии покоя, поэтому их называют еще *спящими* (или *глазками*). При повреждении верхушечных почек (животными, при обмерзании или обрезке) в рост трогаются спящие почки, дающие, например, волчки, которые в садоводстве называют водяными побегами. Их, как правило, удаляют, так как они забирают много питательных веществ.

Придаточные почки развиваются обычно на корнях. У древесных и кустарниковых растений из них возникает корневая поросль.

Развертывание побега из почки. Первый побег растения формируется при прорастании семени из зародышевого побега. Это *главный побег*, или *побег первого порядка*. Все последующие метамеры главного побега образуются из зародышевой почки. Из боковых пазушных почек главного побега формируются *боковые побеги* второго, а в дальнейшем и третьего порядков. Так формируется система побегов (главного и боковых побегов второго и последующих порядков).

Превращение почки в побег начинается с открытия почки, появления листьев и роста междоузлий. Почечные чешуи быстро подсыхают и опадают при начале развертывания почки. У основания побега от них часто остаются рубцы — так называемые почечные кольца, которые хорошо заметны у многих деревьев и кустарников. По числу почечных колец можно подсчитать возраст ветви. Побеги, вырастающие из почек за один вегетационный период, называют *годовыми побегами* или *годовым приростом*.

В *нарастании побега в длину и толщину* участвует ряд меристем. Рост в длину происходит за счет верхушечной и вставочной меристем, а в толщину — за счет боковых меристем (камбия и феллогена). На начальных этапах развития формируется первичная анатомическая структура стебля, сохраняющаяся (у однодольных растений) в течение всей их жизни. У древесных двудольных и голосеменных растений в результате деятельности вторичных образовательных тканей довольно быстро из первичной структуры формируется вторичное строение стебля.

Листорасположение. Это порядок размещения листьев на оси побега (рис. 3.14). Различают несколько вариантов листорасположения:



Рис. 3.14. Листорасположение:

А — очередное (персик обыкновенный); *Б* — супротивное (бирючина овально-листная); *В* — мутовчатое (олеандр)

1) **очередное**, или спиральное, — от каждого узла стебля отходит один лист (береза, дуб, яблоня, горох);

2) **супротивное** — на каждом узле прикреплены друг против друга два листа (клен);

3) **накрест супротивное** — разновидность супротивного, когда супротивно расположенные листья одного узла находятся во взаимно перпендикулярной плоскости другого узла (яснотковые, гвоздичные);

4) **мутовчатое** — от каждого узла отходят три и более листьев (вороний глаз, ветреница).

Характер ветвления побега. Ветвление побега у растений необходимо для увеличения площади соприкосновения со средой — водной, воздушной и почвенной (рис. 3.15). Различают следующие виды ветвления побега:

1) **моноподиальное** — длительное время сохраняется рост побега за счет верхушечной меристемы (ель);

2) **симподиальное** — ежегодно верхушечная почка отмирает, а рост побега продолжается за счет ближайшей боковой почки (береза);

3) **ложнодихотомическое** (при супротивном листорасположении, вариант симподиального) — верхушечная почка отмирает, а рост идет за счет двух ближайших боковых почек, расположенных ниже апекса (клен);

4) **дихотомическое** — конус нарастания верхушечной почки (апекс) делится надвое (плаун, маршанция и т.д.).

Расположение побегов в пространстве. По характеру расположения побега в пространстве различают: 1) **прямостоячий** побег; 2) **приподнимающийся** побег — в гипокотильной части развивается в горизонтальном направлении, а в дальнейшем растет вверх как прямостоячий; 3) **стелющийся** побег — растет в горизонтальном направлении, параллельно поверхности земли; 4) если на стелющемся стебле имеются пазушные почки, которые укореняются, то побег называется **ползучим (усы)**; в узлах таких побегов образуются придаточные корни (традесканция) или усы-столо-

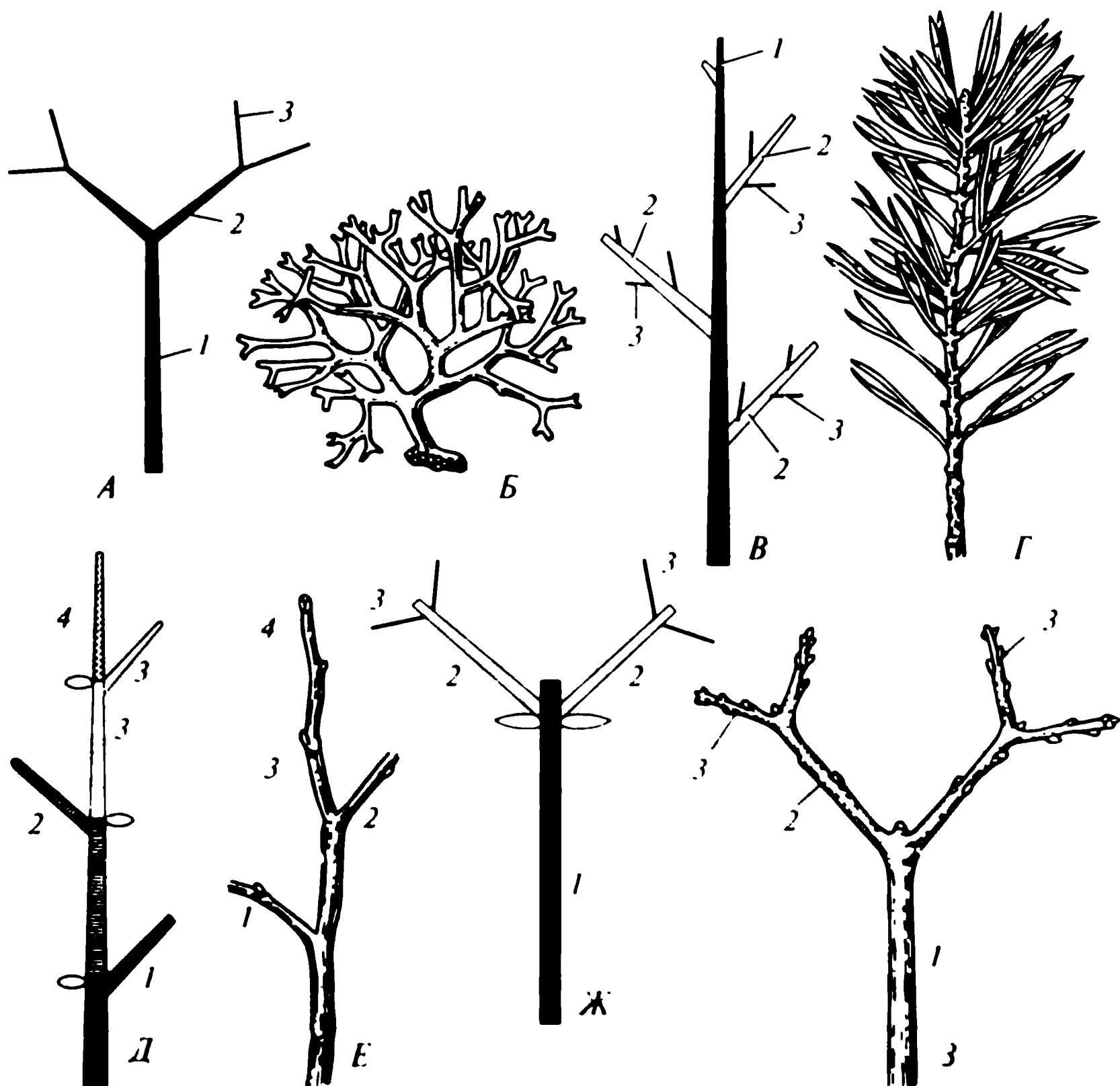


Рис. 3.15. Типы ветвления побегов

верхушечное дихотомическое А — схема, В — водоросль (диктиота), боковое моноподиальное В — схема, 1 — ветка сосны; боковое симподиальное по типу монохазия Д — схема, Е — ветка черемухи, южнодихотомическое Ж — схема; 3 — ветка сирени. 1-4 — оси первого и последующих порядков

ны, заканчивающиеся прикорневой розеткой и дающие начало дочерним растениям (земляника); 5) **вьющийся побег** обвивает дополнительную опору, так как в нем плохо развиты механические ткани (вьюнок); 6) **цепляющийся** побег растет так же, как и вьющийся, вокруг дополнительной опоры, но с помощью специальных приспособлений — **усиков** (видоизмененной части сложного листа).

МЕТАМОРФОЗЫ ПОБЕГОВ

Видоизменение побегов произошло в процессе длительной эволюции, в результате приспособления к выполнению специальных функций. Например, корневища, клубни и луковицы, являясь запасными побегами, часто выполняют функцию вегетативного размножения. Видоизменения побега способны также служить органом прикрепления (усики) и средством защиты (колючки).

Подземные видоизменения побегов. К этим видоизменениям побегов относятся корневище, клубень, луковица и клубнелуковица (рис. 3.16).

Корневище (папоротник, ландыш) — многолетний подземный побег, имеющий редуцированные листья в виде бесцветных или бурых мелких чешуек, в пазухе которых лежат почки.

Клубень (картофель) — метаморфоз побега с ярко выраженной запасной функцией стебля, наличием чешуевидных листьев, которые быстро шелушатся, и почек, формирующихся в пазухах листьев и называемых глазками. **Столоны** — однолетние подземные недолговечные корневища, на которых образуются клубни.

Луковица — укороченный побег, стеблевая часть которого называется *донцем*. В луковице различают два типа видоизмененных листьев: листья с чешуевидными сочными основаниями, запасными воду с растворенными в ней питательными веществами (главным образом сахарами), и листья сухие, покрывающие луковицу снаружи, выполняющие защитную функцию. Из верхушечной и пазушных почек вырастают фотосинтезирующие надземные побеги, а на донце образуются придаточные корни. Различают два типа луковиц: а) у лука репчатого монолит луковицы образован разросшимися основаниями зеленых листьев, содержащих воду и питательные вещества; б) у лилии монолит луковицы представлен видоизмененными бесцветными чешуевидными листьями, также содержащими запасные вещества.

Клубнелуковица (гладиолус) — видоизмененная луковица с разросшимся донцем, образующим клубень, покрытый основаниями зеленых листьев. Зеленые листья высыхают и образуют пленчатые чешуи.

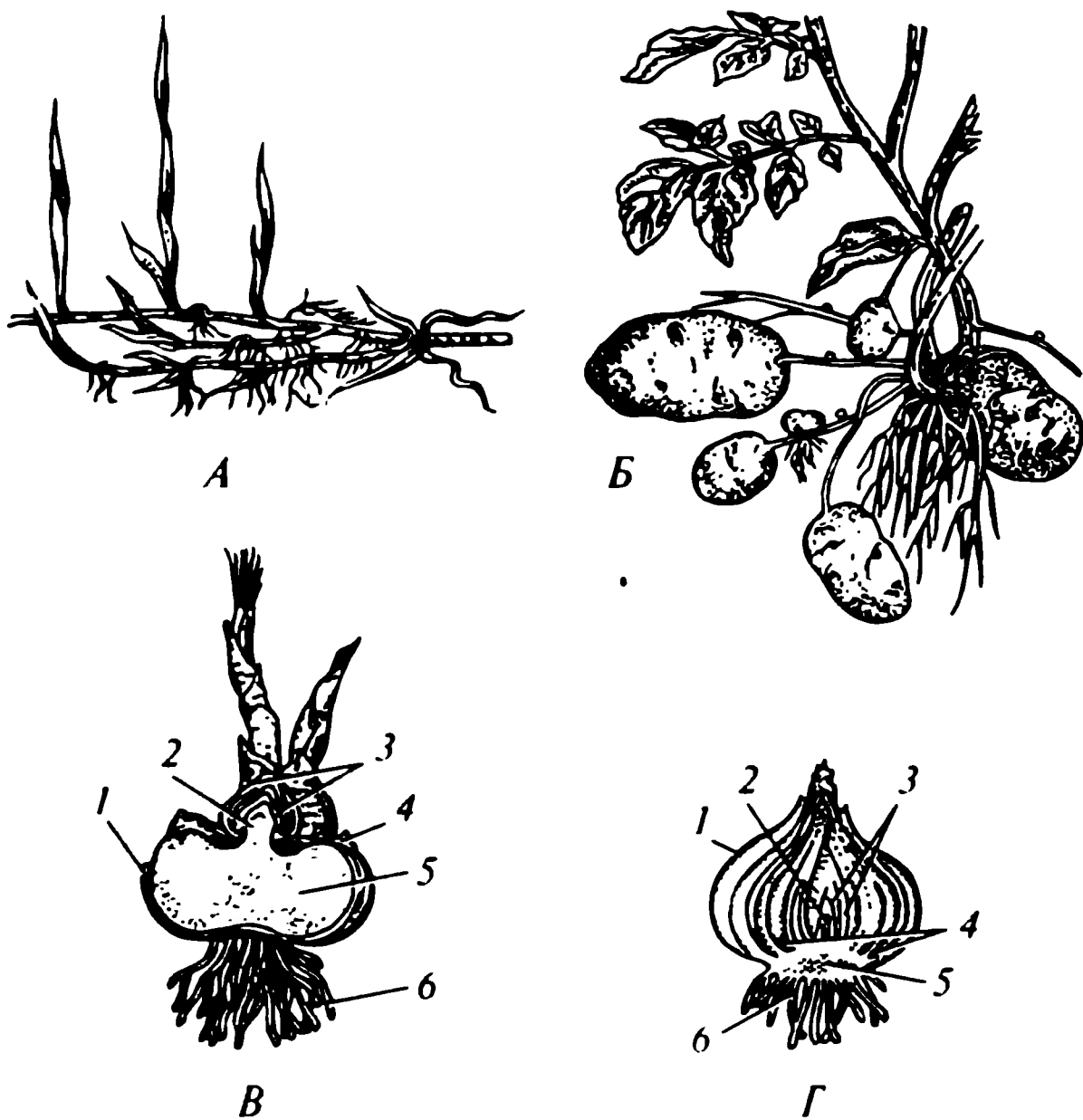


Рис. 3.16. Подземные видоизменения побега:

А — корневище; Б — клубень; В — клубнелуковица (продольный разрез); Г — луковица (продольный разрез); 1 — отмершие чешуи; 2 — зачаток цветоносного побега; 3 — листья будущего вегетативного периода; 4 — почки; 5 — укороченный стебель (у луковиц — лонце); 6 — придаточные корни

Надземные видоизменения побегов. К этим видоизменениям относятся колючки, усики, кладодии и филлокладии (рис. 3.17).

Колючки побегового происхождения выполняют главным образом защитную функцию. Они могут образовываться за счет превращения бокового побега в острое — колючку. У таких растений, как дикая яблоня, терн, алыча, концы ветвей оголены, заострены и превращены в колючки, торчащие во все стороны и предохраняющие плоды и листья от поедания животными. У представителей семейства рутовые — лимона, апельсина, грейпфрута — в колючку превращается специализированный боковой побег полностью. У таких растений в пазухе листа есть одна крупная прочная колючка. Многие виды боярышника имеют множественные колючки — это видоизмененные укороченные побеги, развивающиеся из пазушных почек нижней части однолетних побегов.

Усики характерны для растений, которые не могут самостоятельно поддерживать вертикальное (ортотропное) положение, и поэтому всегда образуются в пазухе листа. Неветвящаяся прямая часть усика представляет собой первое междоузлие пазушного

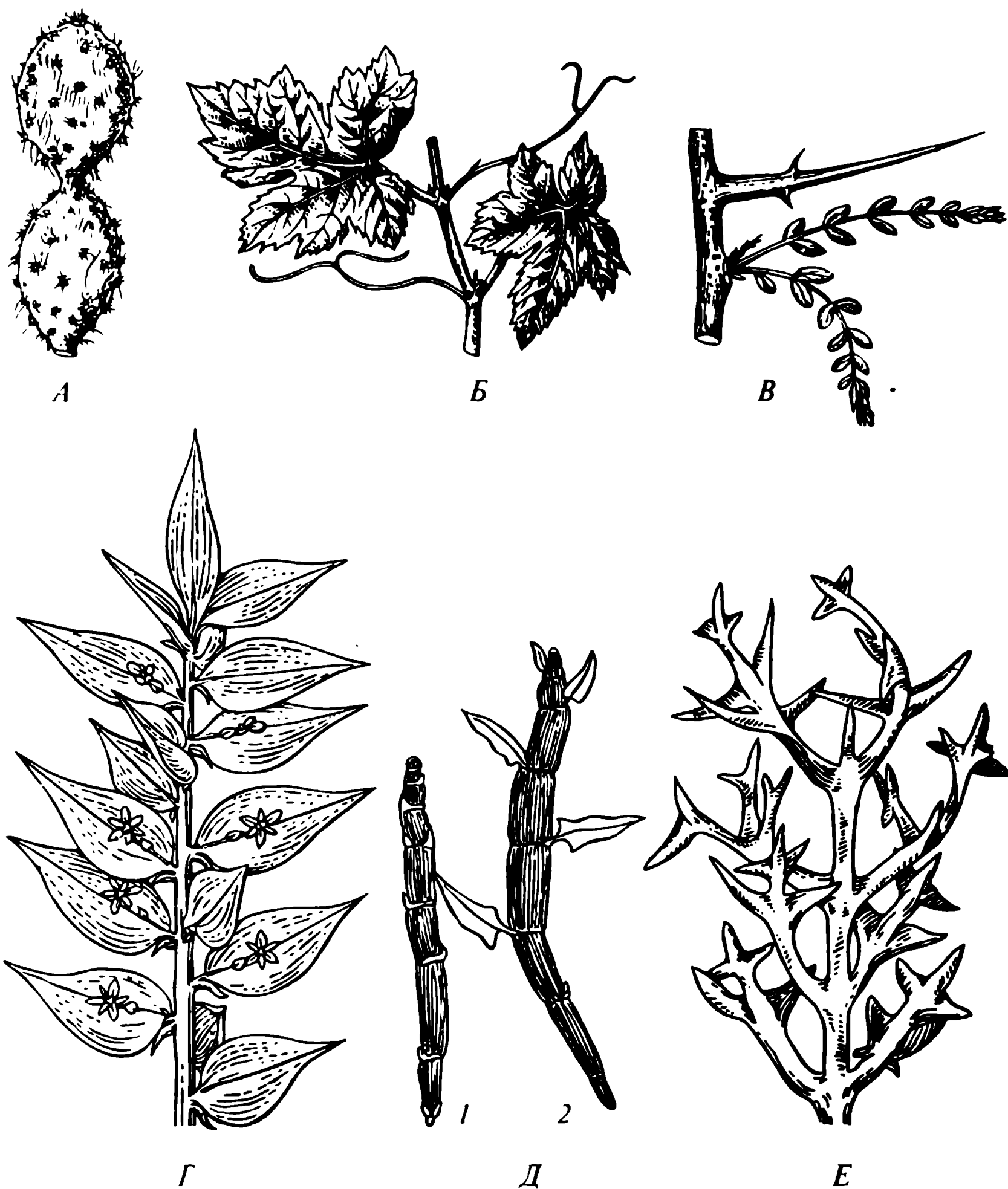


Рис. 3.17. Надземные видоизменения побега:

А — мясистый побег кактуса с редуцированными листьями; *Б* — усы-прищепки винограда (видоизмененные соцветия); *В* — колючка гледичии; *Г* — филлоклады иглицы; *Д* — кладодии мюленбекии (*1* — в нормальных условиях; *2* — при повышенной влажности); *Е* — кладодии коллции

побега, а закручивающаяся часть соответствует листу. У одних представителей семейства тыквенные (огурец, дыня) усики простые, неветвящиеся, а у других (арбуз, тыква) усики сложные, образующие от двух до пяти ветвей.

Кладодии и филлоклады — это видоизмененные побеги, выполняющие функцию листьев.

Кладодии — боковые побеги, сохраняющие способность к длительному росту, находящиеся на зеленых плоских длинных стеблях (опунция).

Филлокладии — уплощенные боковые побеги, имеющие ограниченный рост, так как верхушечная меристема быстро дифференцируется в постоянные ткани. Побеги филлокладиев зеленые, плоские, короткие, внешне часто напоминают листья (иглица). У представителей рода спаржа филлокладии имеют нитевидную, линейную или игловидную форму.

ФОРМИРОВАНИЕ ТКАНЕЙ СТЕБЛЯ ПЕРВИЧНОГО СТРОЕНИЯ

В 1924 — 1928 гг. немецкие ученые Дж. Будер и А. Шмидт разработали теорию роста стебля (теория туники и корпуса), отличающуюся от гистогенной теории Р. Ганштейна (от греч. *гистос* — ткань и *генос* — род, происхождение). Согласно этой теории, в конусе нарастания стебля покрытосеменных выделяются две зоны: наружная — *туника* и внутренняя — *корпус*. Туника состоит из нескольких слоев клеток, чаще из двух, которые делятся перпендикулярно поверхности органа. Самый поверхностный ее слой дает начало протодерме, из которой в дальнейшем развивается эпидерма, покрывающая листья и стебли. Внутренний слой (или слои туники) образуют все ткани первичной коры. Иногда внутренние слои туники могут образовывать только наружную часть первичной коры. В таком случае происхождение внутренней части первичной коры связано с корпусом. Это свидетельствует об отсут-

Таблица 3.2. Структура меристем стебля

	Первичная меристема	Первичные ткани	Вторичные меристемы	Вторичные ткани
Апикальная меристема	Протодерма	Эпидерма		
	Основная меристема	Первичная кора	Феллоген	Феллема Феллодерма
		Паренхима сердцевины		
			Камбий межпучковый	Паренхима сердцевинных лучей
	Прокамбий	Первичная проводящая система	Камбий	Вторичная проводящая система

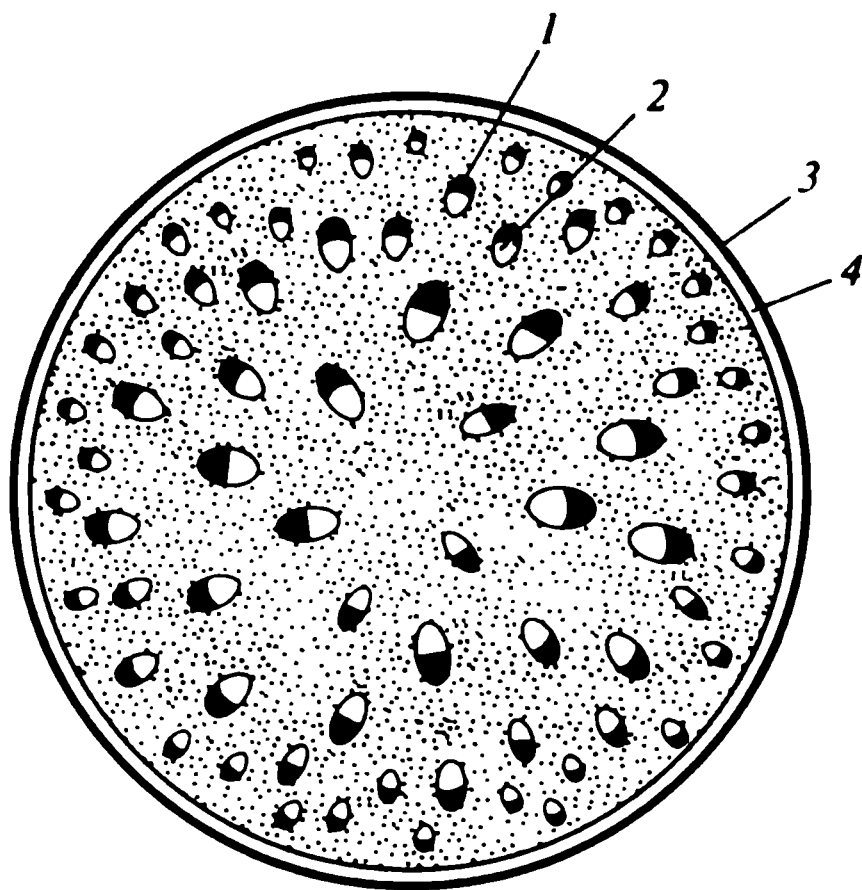


Рис. 3.18. Схема строения стебля однодольного растения:
1 — флоэма; 2 — ксилема; 3 — эпидермис; 4 — механическое кольцо

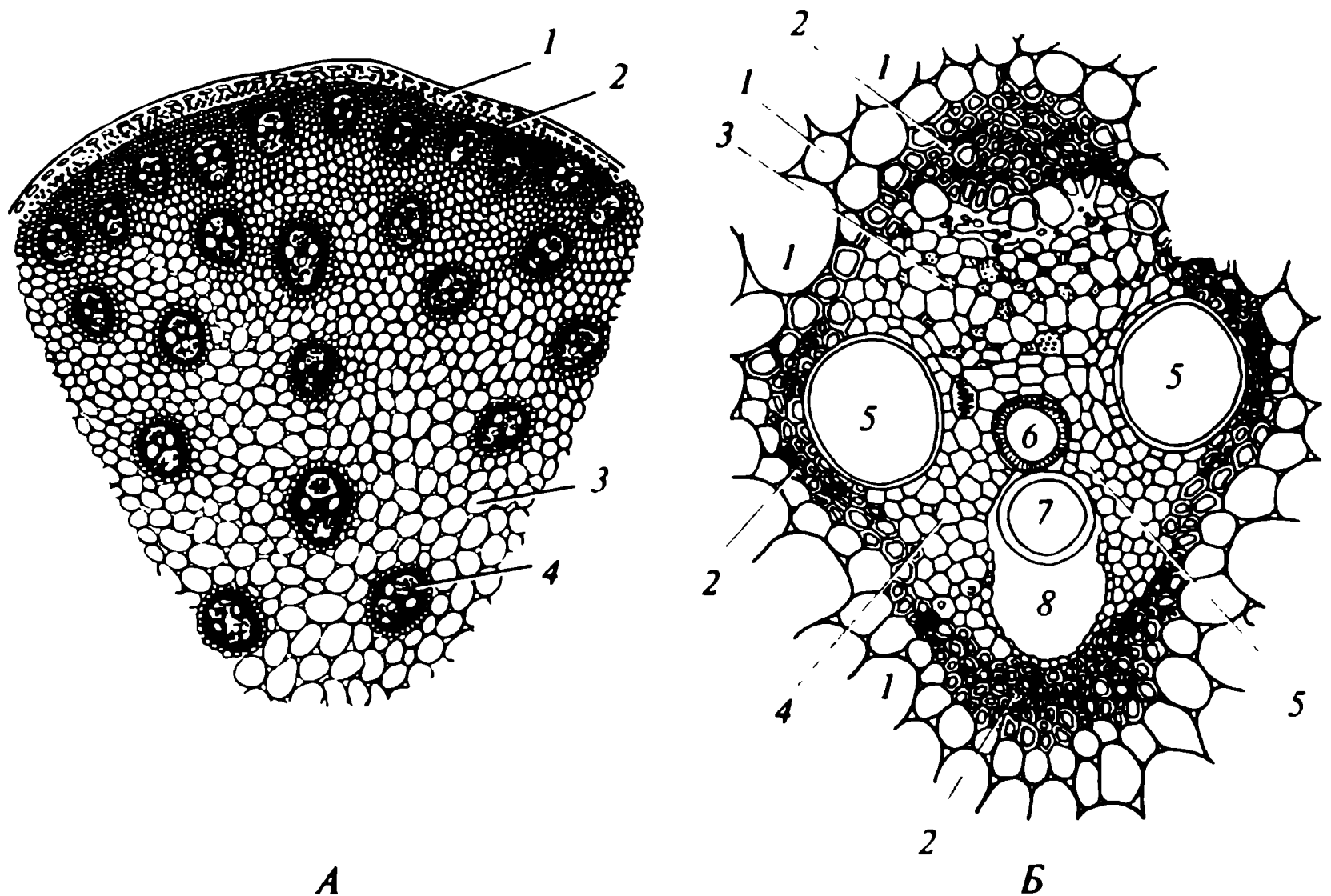


Рис. 3.19. Поперечные срезы стебля (А) и закрытого сосудисто-волокнистого пучка кукурузы (Б):
А: 1 — эпидерма; 2 — склеренхима; 3 — основная паренхима; 4 — закрытый коллатеральный пучок; Б: 1 — тонкостенная паренхима стебля; 2 — склеренхима; 3 — луб (флоэма); 4 — древесинная паренхима; 5 — сетчатые сосуды; 6 — кольчато-спиральный сосуд; 7 — кольчатый сосуд; 8 — воздушная полость

ствии резкой границы между туникой и корпусом. Теория туники и корпуса объясняет и формирование органов побега: листьев и пазушных почек. Так, зачатки листьев закладываются во втором слое туники, а пазушные почки — в корпусе.

Развитие стебля осуществляется за счет дифференциации клеток туники и корпуса — первичных меристем. Из них образуются первичная покровная ткань — эпидерма, первичная кора и центральный осевой цилиндр (табл. 3.2).

Первичное строение стебля формируется за счет деятельности первичных меристем апекса. В первичном строении выделяют три анатомо-топографические зоны: покровная ткань, первичная кора и центральный осевой цилиндр (рис. 3.18; 3.19, А, Б).

С поверхности стебель однодольных покрыт однослойной эпидермой, которая впоследствии покрывается кутикулой. Непосредственно под эпидермой располагается первичная кора. Она представлена однородными клетками хлорофиллоносной паренхимы, граничащей со склеренхимой перициклического происхождения центрального осевого цилиндра. Перициклическая склеренхима придает прочность растению. Иногда хлорофиллоносная паренхима отсутствует, и тогда перициклическая склеренхима располагается сразу под эпидермой.

Весь центральный осевой цилиндр пронизан изолированными сосудисто-волокнистыми пучками, которые образуются за счет деятельности прокамбия. Дифференциация клеток прокамбия происходит центростремительно: флоэма формируется от периферии пучка к его центру, а ксилема навстречу ей. У однодольных растений прокамбий полностью дифференцируется в первичные проводящие элементы (у двудольных растений прокамбиальные клетки в центре пучка формируют камбий). Форма пучков на поперечном срезе овальная: к периферии стебля располагаются элементы первичной флоэмы, а к центру — первичной ксилемы. У стеблей однодольных формируются пучки коллатерального типа, всегда закрытые, поэтому стебель к дальнейшему утолщению неспособен. Сформировавшиеся сосудисто-волокнистые пучки расположены беспорядочно, в центральном осевом цилиндре. Как правило, пучки окружены склеренхимой, максимальное количество которой сосредоточено возле поверхности стебля. От периферии к центру стебля размер пучков увеличивается. Пространство между пучками занято запасающей или основной паренхимой (рис. 16, 17 цв. вкл.). Клетки основной паренхимы крупные, среди них могут быть межклетники.

Для однодольных в отличие от двудольных растений не характерно наличие сердцевины в центре стебля, хотя может быть развита центральная воздушная полость (например, у стеблей злаков — соломина) (рис. 18, 19, цв. вкл.). *Соломина* — это особый тип стебля с полыми междоузлиями и узлами между ними (рис. 3.20).

В зрелой солоmine ржи, пшеницы и других злаков эпидерма и хлорофиллоносная паренхимы, утратившие хлоропласты, подвергаются одревеснению. Это происходит к моменту созревания зерна для придания механической прочности стеблю, который приобретает в этот период вместо зеленой желтую окраску. Пучки располагаются в два слоя в шахматном порядке и окружены склеренхимой.

Внутренние пучки более крупные, наружные более мелкие, и их склеренхимная обкладка сливается с перициклической склеренхимой, образуя кольцо механической ткани.

Для *стеблей однодольных растений характерны:*

- 1) сохранение первичного строения в течение всей жизни;
- 2) слабо выраженная первичная кора;
- 3) разбросанное расположение сосудисто-волокнистых пучков;

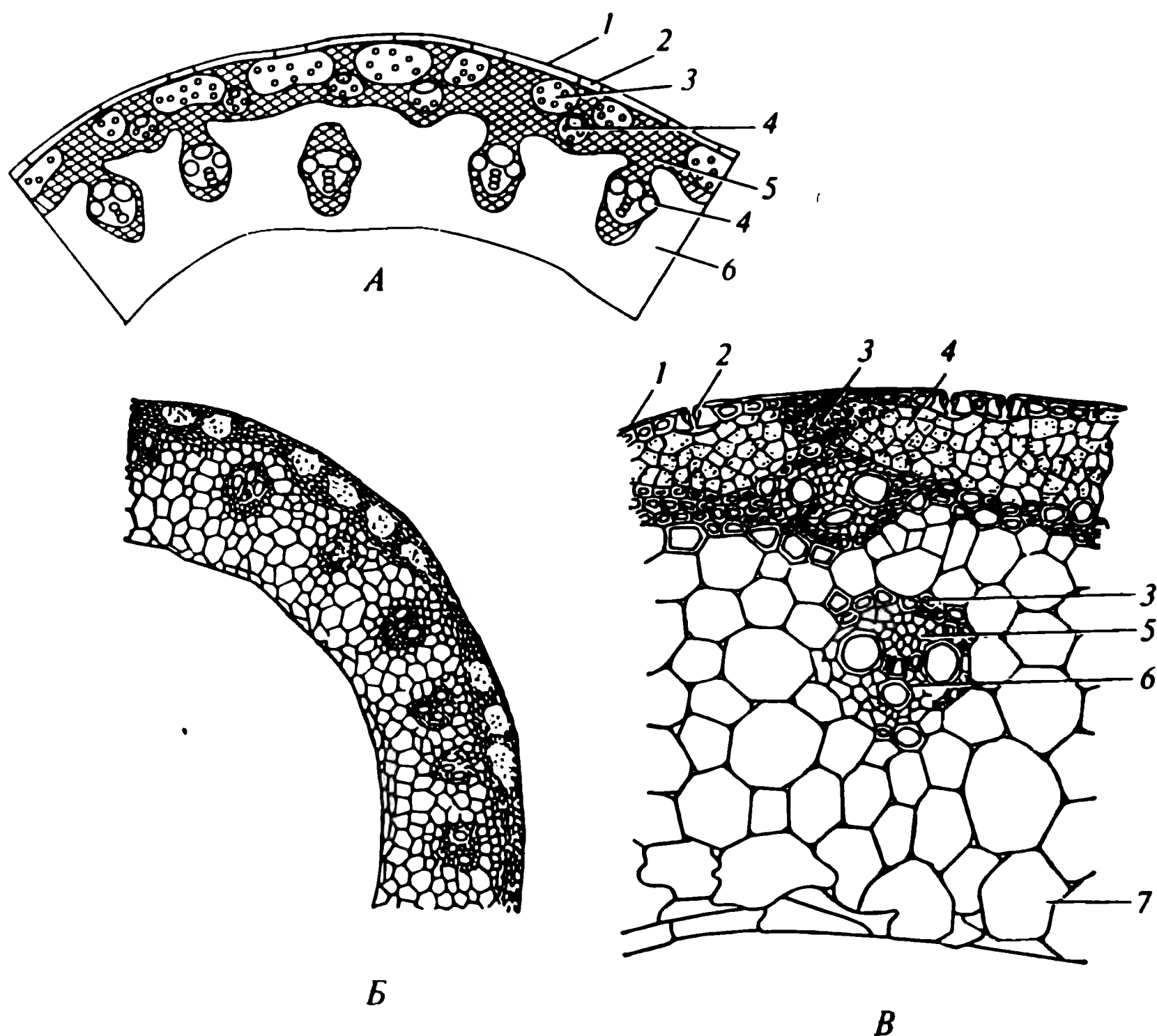


Рис. 3.20. Строение соломины ржи (А) и пшеницы (Б, В):

А — схема строения: 1 — эпидермис; 2 — устьица; 3 — хлорофиллоносная ткань; 4 — проводящие пучки; 5 — склеренхима; 6 — паренхима; Б — часть соломины на поперечном срезе при малом увеличении; В — то же, при большом увеличении: 1 — эпидермис; 2 — устьице; 3 — склеренхима; 4 — хлоренхима; 5 — флоэма; 6 — ксилема; 7 — паренхима

- 4) коллатеральные пучки только закрытого типа (без камбия);
- 5) наличие во флоэме только проводящих элементов — ситовидных трубок с клетками-спутницами;
- 6) отсутствие сердцевины.

Вторичное утолщение стеблей древесных однодольных растений осуществляется за счет кольца утолщения, которое представляет собой особый валик вокруг конуса нарастания, дающий дополнительный ряд сосудисто-волокнистых пучков. Подобное утолщение наблюдается у таких однодольных, как пальмы, бананы, алоэ.

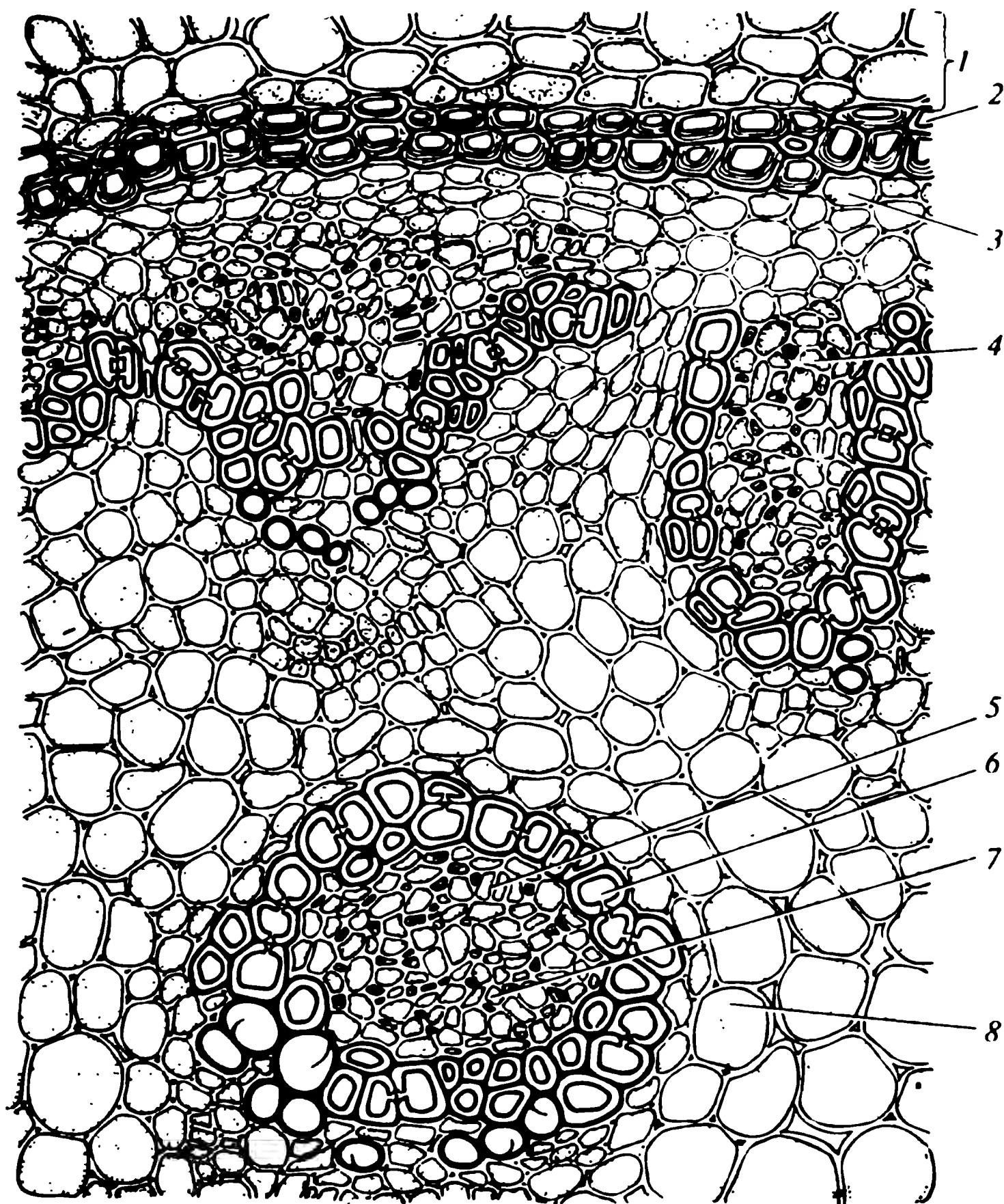


Рис. 3.21. Часть центрального осевого цилиндра корневища ландыша:
 1 — паренхима первичной коры; 2 — эндодерма с полковообразными утолщениями; 3 — перицикл; 4 — коллатеральный пучок; 5 — концентрический пучок; 6 — ксилема; 7 — флоэма; 8 — паренхима

Особенности строения корневищ однодольных. Корневища, являясь подземным видоизменением побега, сохраняют в своем анатомическом строении характерные черты стеблей и приобретают некоторые особенности, связанные с подземным существованием. Покровной тканью остается эпидерма, часто одревесневшая. Первичная кора значительно шире и представлена запасающей паренхимой. Во внутреннем слое первичной коры, примыкающей к центральному осевому цилиндру, формируется однослойная эндодерма (подковообразная или с пятнами Каспари). Изредка, как, например, в корневище ландыша, она бывает даже двухслойной (рис. 20, цв. вкл.).

Центральный осевой цилиндр начинается с живого перицикла. Его роль в подземных побегах — формирование придаточных корней. Встречаются пучки двух типов: *закрытые коллатеральные* и *концентрические*, расположенные также беспорядочно в центральном цилиндре (рис. 3.21).

ФОРМИРОВАНИЕ ТКАНЕЙ СТЕБЛЯ ВТОРИЧНОГО СТРОЕНИЯ

Вторичное строение стебля характерно для однолетних травянистых и многолетних двудольных и голосеменных растений. У двудольных растений первичное строение очень недолговечно и с началом деятельности камбия образуется вторичная структура. В зависимости от закладки прокамбия формируется несколько типов вторичного строения стебля. Если тяжи прокамбия разделены широкими рядами паренхимы, то формируется пучковое или переходное строение; если тяжи прокамбия сближены так, что сливаются в цилиндр, формируется непучковое строение.

Пучковое строение стебля. У таких растений, как клевер, горох, лютик, укроп, прокамбиальные тяжи закладываются в конусе нарастания в один круг по периферии центрального цилиндра (рис. 3.22). Каждый прокамбиальный тяж превращается в коллатеральный пучок, состоящий из первичной флоэмы и первичной ксилемы. Между ними закладывается камбий и за счет его антиклинальных делений формируются элементы вторичной флоэмы и вторичной ксилемы. К периферии органа откладываются новые участки флоэмы, а к центру — ксилемы, причем ксилемы откладывается больше. Первичные флоэма и ксилема остаются на периферии пучка, а вторичные элементы примыкают к камбию. Для стеблей двудольных растений характерно формирование открытых коллатеральных или биколлатеральных пучков.

Деятельность пучкового камбия стимулирует межпучковую паренхиму к делению. Из нее формируется межпучковый камбий,

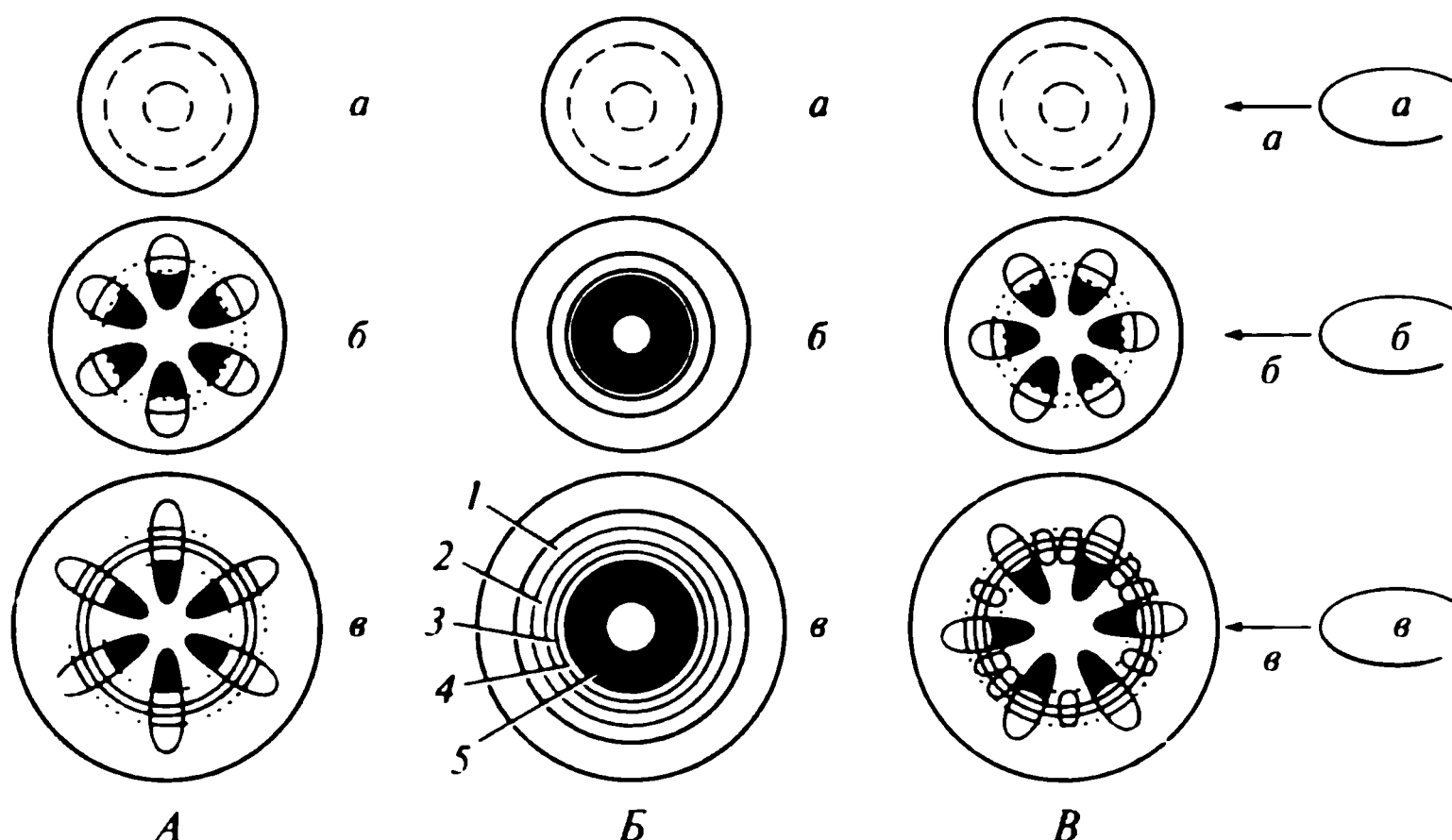
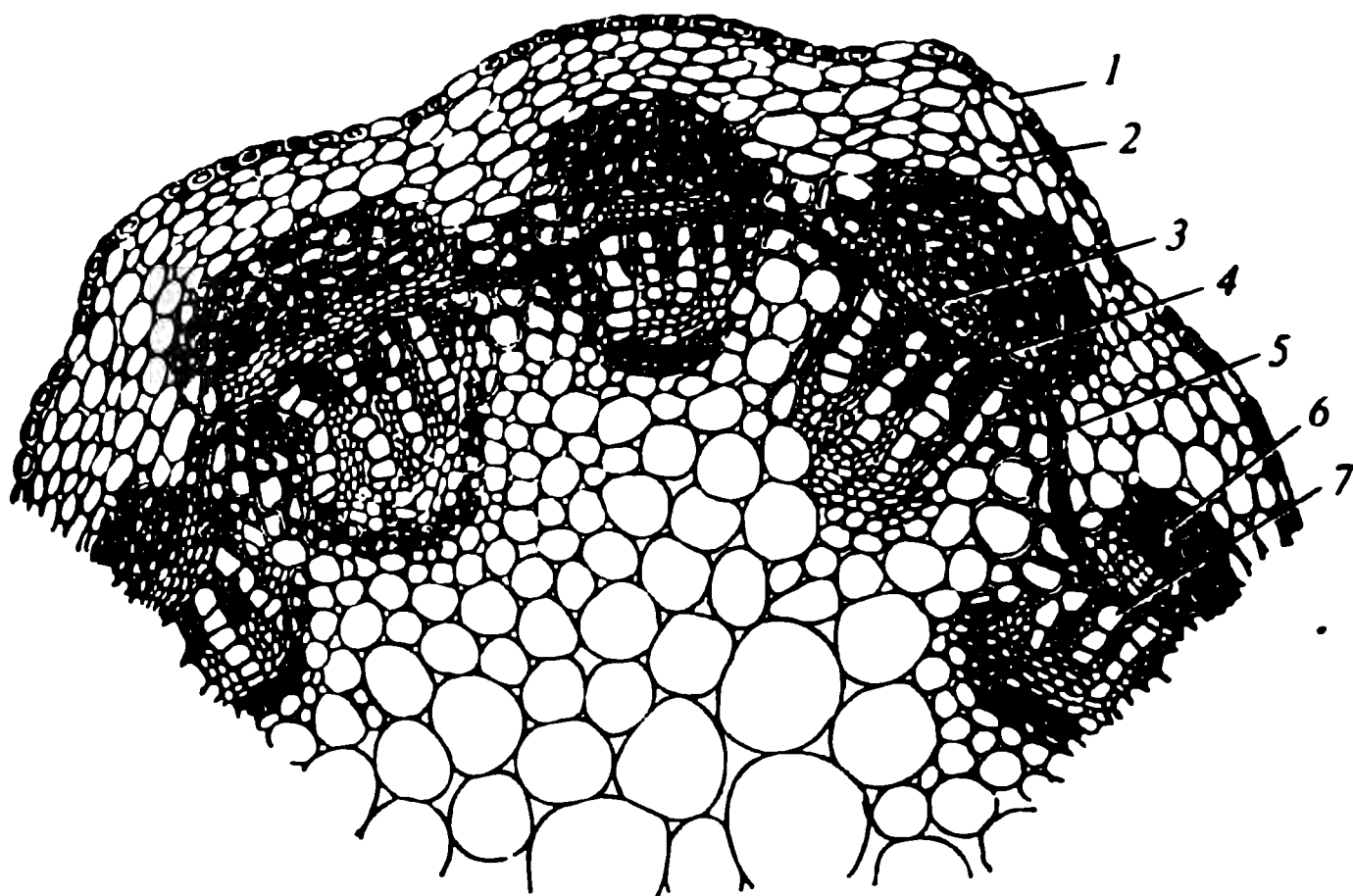


Рис. 3.22. Схема формирования стеблей двудольных растений (типы строения):

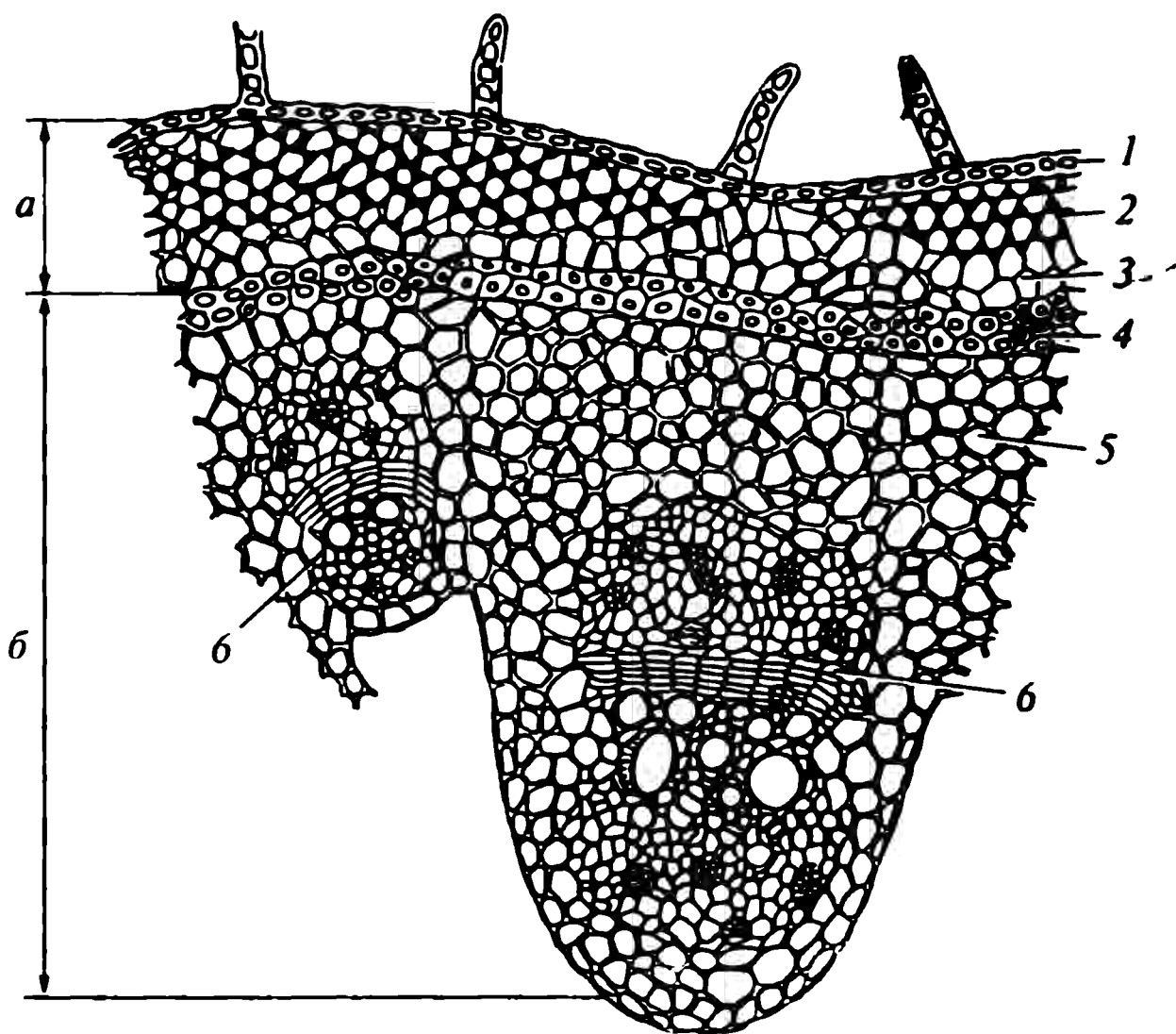
A — пучковое; *Б* — непучковое; *В* — переходное (*а* — конус нарастания, *б* — первичное строение, *в* — вторичное строение); 1, 2 — флоэма первичная и вторичная; 3 — камбий; 4 — вторичная ксилема; 5 — первичная ксилема

который далее сливается с пучковым в одно камбиальное кольцо. За счет деятельности камбиального кольца происходит утолщение стебля. Межпучковый камбий откладывает паренхиму (укроп) или склеренхимоподобные, удлиненные, одревесневающие клетки между участками ксилемы (клевер) (рис. 3.23, *A*). При таком строении пучки остаются разобщенными, но соединенными одревесневающей паренхимой.

Для стеблей двудольных растений характерна дифференциация первичной коры, в состав которой входят колленхима (уголковая или пластинчатая), хлорофиллоносная паренхима и эндодерма — внутренний слой. В эндодерме накапливается крахмал, и тогда она называется *крахмалоносным влагалищем*. Это образование играет важную роль в геотропической реакции стеблей. На границе первичной коры и центрального цилиндра находится перициклическая склеренхима. Она располагается сплошным кольцом или участками в виде полудуг над флоэмой. Сердцевина стебля выражена и представлена паренхимой. Внутри от проводящей ткани располагается сердцевина, обычно состоящая из относительно тонкостенных паренхимных клеток. В сердцевине часто откладываются запасные питательные вещества, нередко встречаются клетки идиобласты, заполненные таннидами, кристаллами, слизью и др. Иногда часть сердцевины разрушается и образуется полость. Периферическая часть сердцевины называется *перимедуллярной зоной* (рис. 3.23, *Б*).



А



Б

Рис. 3.23. Пучковый тип строения стебля двудольных растений (поперечные срезы):

А — клевер: 1 — эпидерма; 2 — первичная кора; 3 — флоэма; 4 — камбий; 5 — межпучковый камбий; 6 — склеренхима; 7 — ксилема; Б — тыква: а — первичная кора; б — центральный цилиндр; 1 — эпидермис; 2 — уголковая колленхима; 3 — эндодерма; 4 — склеренхима; 5 — основная ткань; 6 — открытый проводящий пучок

Переходное строение. У таких растений, как подсолнечник, петрушка, георгина, пучковое строение со временем сменяется сплошным (непучковым). Это происходит за счет того, что межпучковый камбий откладывает вторичные ксилему и флоэму, а не паренхиму. Образовавшиеся добавочные пучки сливаются с ранее образованными пучками в сплошное проводящее кольцо (рис. 3.24).

Непучковое строение. Это строение характерно для древесных растений (липа) и многих трав (лен). В конусе нарастания прокамбиальные тяжи сливаются и образуют сплошной цилиндр, видимый на поперечном срезе в виде кольца. Кольцо прокамбия снаружи формирует кольцо первичной флоэмы, а внутрь — кольцо первичной ксилемы; между ними закладывается кольцо камбия. Клетки камбия делятся антиклинально (параллельно поверхности органа) и наружу откладывают кольцо вторичной флоэмы, а внутрь — кольцо вторичной ксилемы в соотношении 1 : 20.

Рассмотрим непучковое строение на многолетнем древесном стебле липы (рис. 3.25). Молодой побег липы, образовавшийся весной из почки, покрыт эпидермой. Все ткани, лежащие до камбия, называют корой. Кора бывает *первичная* и *вторичная*. Первичная кора представлена пластинчатой колленхимой, располагающейся сразу под эпидермой сплошным кольцом, хлорофиллонос-

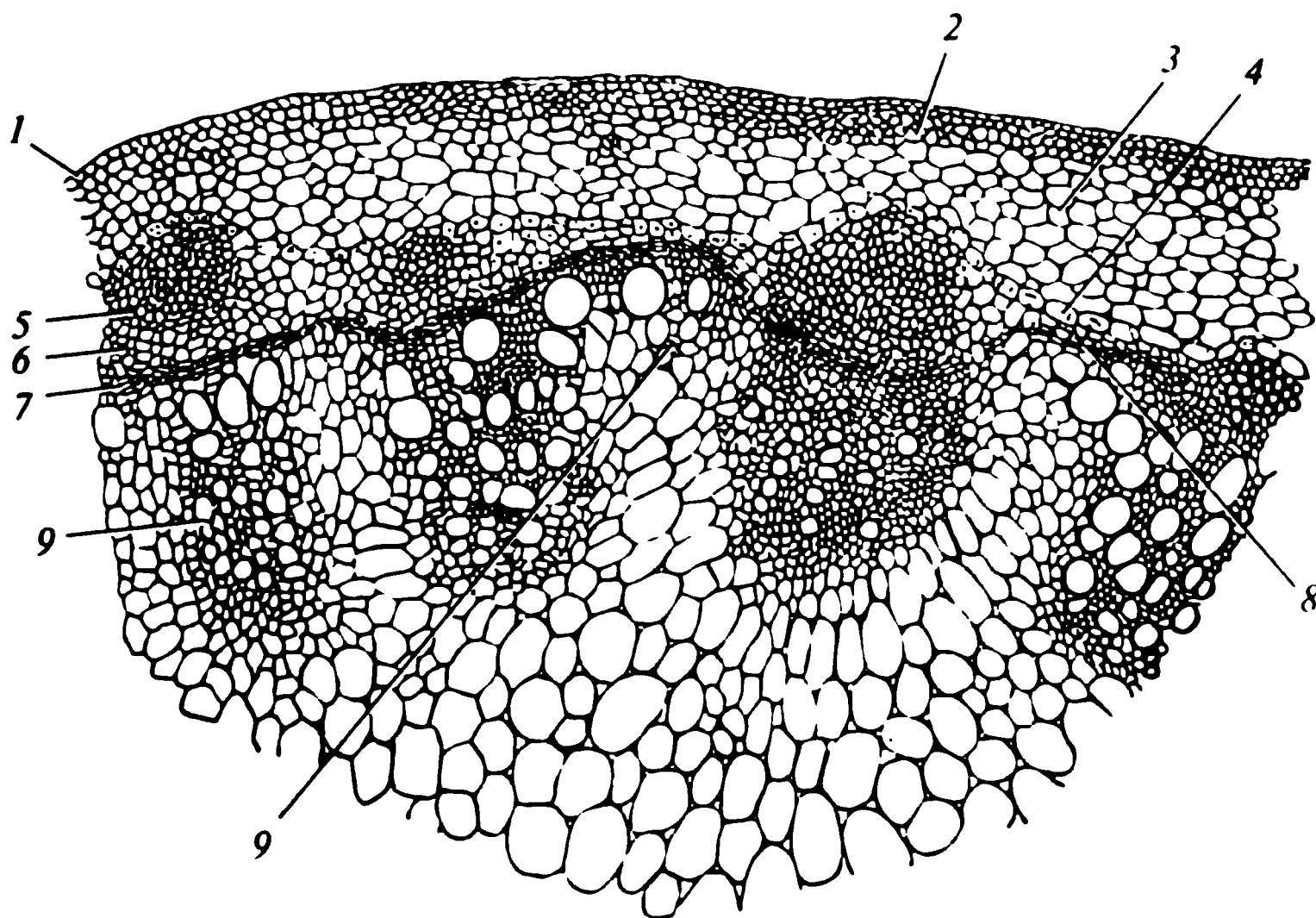


Рис. 3.24. Переходное строение стебля двудольного растения (подсолнечник, поперечный срез):

1 — эпидерма; 2 — колленхима; 3 — паренхима; 4 — крахмалоносное влагалище; 5 — склеренхима перициклического происхождения; 6 — флоэма; 7 — пучковый камбий; 8 — межпучковый камбий; 9 — ксилема

ной паренхимой и однорядным крахмалоносным влагалищем. В этом слое находятся зерна «оберегаемого» крахмала, которые растение не расходует. Считается, что этот крахмал играет роль в поддержании растением равновесия.

Центральный осевой цилиндр у липы начинается со склеренхимы над участками флоэмы. В результате деятельности камбия возникает *вторичная кора* (от камбия до перидермы), представленная *вторичной флоэмой, сердцевинными лучами и паренхимой*

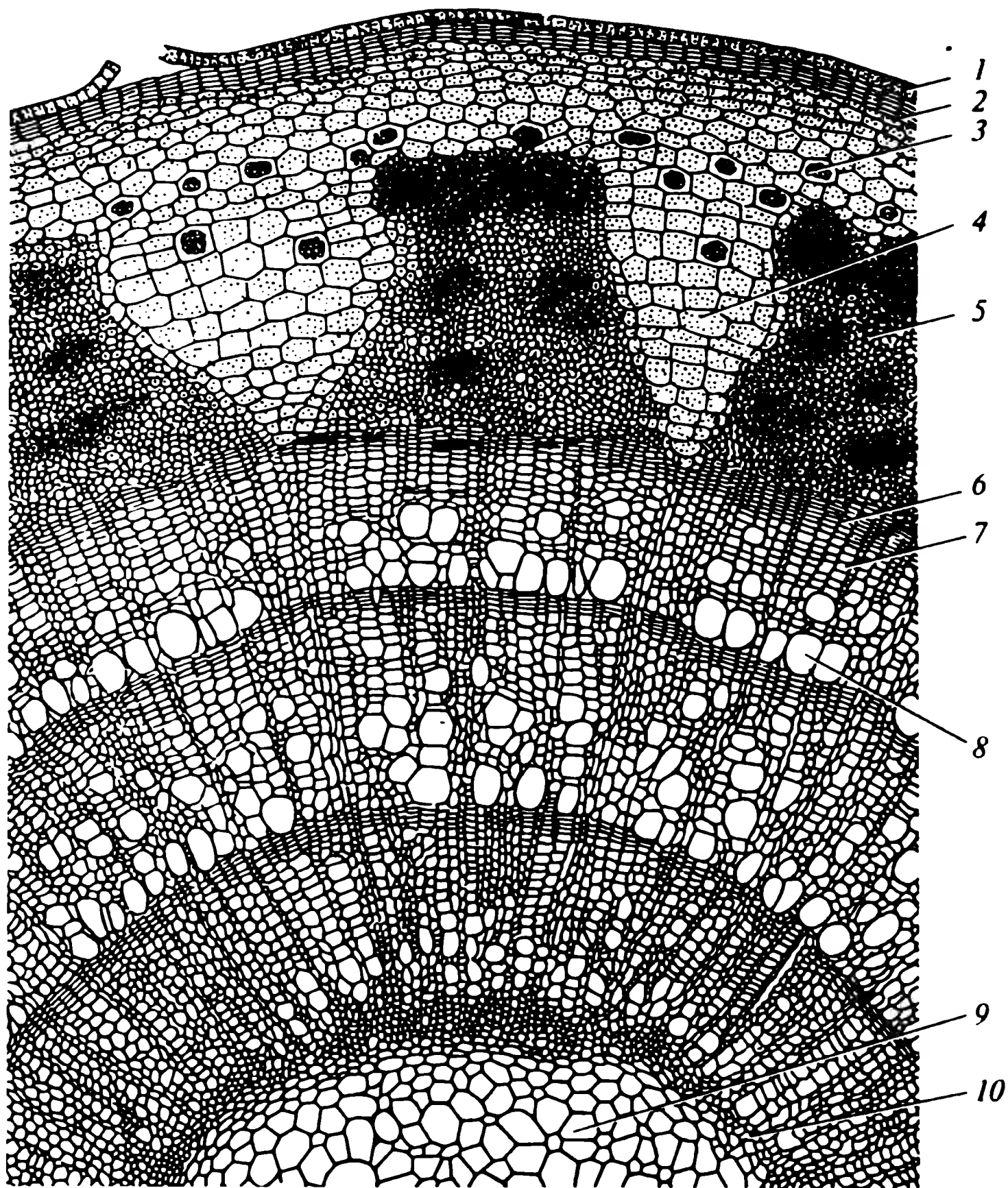


Рис. 3.25. Непучковое строение трехлетней ветви липы (поперечный срез):

1 — остатки эпидермы; 2 — пробка; 3 — друзы; 4 — лубяные волокна; 5 — сердцевинный луч, который в коре у липы расширяется снаружи, переходя в клетки первичной коры; 6 — камбий; 7 — осенняя древесина; 8 — весенняя древесина; 9 — сердцевина; 10 — первичная ксилема

вторичной коры. Кору с липы снимают по камбию. Особенно легко это делать весной, когда клетки камбия активно делятся. Кору липы (лыко) издавна использовали для изготовления коробов, мочалок, плетения лаптей и др. Трапезиевидная флоэма разделена треугольными сердцевинными лучами, пронизывающими древесину до сердцевины. Состав флоэмы у липы неоднороден. В ней имеются одревесневшие лубяные волокна, составляющие твердый луб; мягкий луб представлен ситовидными трубками с клетками-спутницами и лубяной паренхимой. Луб теряет способность проводить органические вещества обычно через год и обновляется новыми слоями за счет деятельности камбия.

Камбий образует и вторичные сердцевинные лучи, но они не доходят до сердцевины, теряясь во вторичной древесине. Серцевинные лучи служат для продвижения воды и органических веществ в радиальном направлении. В паренхимных клетках сердцевинных лучей к осени откладываются запасные питательные вещества (крахмал, масла), расходуемые весной на рост молодых побегов.

Уже летом под эпидермой закладывается феллоген и формируется вторичная покровная ткань — перидерма. К осени, с образованием перидермы, клетки эпидермы отмирают, но их остатки сохраняются в течение двух-трех лет. Наслоение многолетних перидерм формирует корку.

Слой ксилемы, образуемый камбием у древесных растений, значительно шире, чем слой флоэмы. Древесина функционирует в течение нескольких лет. Затилованные сосуды не принимают участия в проведении веществ, но способны поддерживать колоссальную тяжесть кроны растения.

Тилы (от греч. *tylos* — вздутие, утолщение) — выросты клеток осевой или лучевой паренхимы, заполняющие полости сосудов и трахеид в ядровой древесине или в поврежденных участках ксилемы. Оболочки их клеток могут оставаться тонкостенными, могут утолщаться и лигнифицироваться; возможно их деление.

Всегда клеток ксилемы откладывается значительно больше, чем клеток флоэмы. Древесина составляет 9/10 объема ствола. Состав древесины неоднороден, в нее входят *трахеиды, трахеи, древесинная паренхима и либриформ.*

Древесина характеризуется наличием *годовых колец* (рис. 18 цв. вкл.). Ранней весной, когда в растении возникает активное сокодвижение, камбий в ксилеме формирует широкопросветные и тонкостенные проводящие элементы — сосуды и трахеиды, а с приближением осени, когда эти процессы замирают и деятельность камбия ослабевает, возникают узкопросветные толстостенные сосуды, трахеиды и древесинные волокна. Таким образом образуется годичный прирост, или годичное кольцо (от одной весны до другой), хорошо различимое на поперечном срезе.

По годичным кольцам можно определить возраст растения (см. рис. 3. 25).

Особенности строения стебля двудольных. Для стебля двудольных растений характерны:

- 1) рост стебля в толщину (за счет деятельности камбия);
- 2) хорошо дифференцированная первичная кора (колленхима, хлорофиллоносная паренхима, крахмалоносная эндодерма);
- 3) коллатеральные пучки (биколлатеральные пучки) только открытого типа (с камбием);
- 4) сосудисто-волокнистые пучки расположены по кольцу или сливаются (непучковое строение);
- 5) наличие сердцевины;
- 6) для древесных растений характерно наличие в ксилеме годичных колец.

Особенности строения корневищ двудольных. Покровной тканью корневищ двудольных может быть эпидерма, а у многолетних корневищ эпидерма сменяется перидермой. Первичная кора представлена запасающей паренхимой и эндодермой с *пятнами Каспари*, причем ширина первичной коры приближается к ширине центрального цилиндра. Строение центрального осевого цилиндра, сосудисто-волокнистых пучков и их расположение в нем имеет те же особенности, что и для надземных стеблей.

ТИПЫ СТЕЛЕЙ

Представления об эволюции типов стелы обобщены в *стелярной теории*, основы которой в 1886 г. заложил французский ботаник Л. ван Тигем. Типы стелы у двудольных и однодольных растений неодинаковы. Так, у двудольных часть клеток прокамбия сохраняется и преобразуется в клетки камбия. Если тяжи прокамбия очень сближены (т.е. фактически имеется сплошное кольцо), то формируются сплошные кольца первичных флоэмы и ксилемы, и таким образом возникает *беспучковый (слитный)* тип строения стебля. Если закладывающиеся прокамбиальные тяжи у двудольных не сближены и между ними из клеток образовательного кольца дифференцируется паренхима сердцевинных лучей, то формируются изолированные проводящие пучки, располагающиеся кольцом. Такой тип строения стебля называется *пучковым*. Стела, главным компонентом которой являются расположенные кольцом проводящие пучки, получила название *эустелы*. Эустела характерна для большинства двудольных.

У однодольных весь прокамбий полностью расходуется на формирование первичных проводящих тканей и первичная структура стебля сохраняется в течение всей жизни растения. В стебле однодольных образовательного кольца не возникает. В силу этого стела

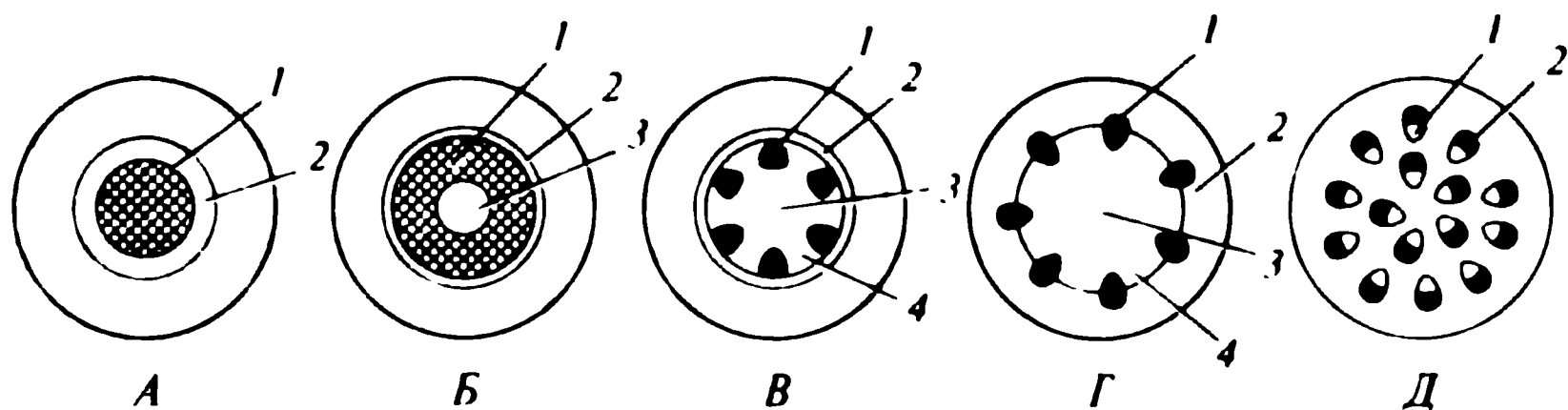


Рис. 3 26 Схема эволюции стелы:

А — протостела; Б — сифностела; В — диктиостела; Г — эустела; Д — атактостела; 1 — ксилема; 2 — флоэма; 3 — сердцевина; 4 — прорывы в стеле (сердцевинные лучи)

однодольных устроена иначе, чем стела двудольных. Многочисленные закрытые пучки однодольных равномерно распределены по всей толще стебля, занятой клетками основной паренхимы. Хорошо выраженной сердцевины здесь нет, а граница центрального цилиндра в связи со слабо развитым перициклом также не ясна. Стела однодольных известна под названием *атактостелы* (рис. 3.26).

В отдельных случаях возникают модифицированные типы атактостелы с полостью в цилиндре (например, в стеблях злаков), а закрытые пучки располагаются в 1—2 круга по периферии.

ЛИСТ — БОКОВОЙ ОРГАН ПОБЕГА

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ЛИСТА

Лист — уплощенный боковой орган побега с билатеральной симметрией; он закладывается в виде листового бугорка, представляющего собой боковой выступ побега. Зачаток листа увеличивается в длину за счет роста верхушки и в ширину за счет краевого роста. У семенных растений верхушечный рост быстро прекращается. После разворачивания почки происходят многократное деление всех клеток листа (у двудольных) и увеличение их размеров. После дифференциации клеток меристемы в постоянные ткани лист нарастает за счет интеркалярной меристемы основания листа. У большинства растений деятельность этой меристемы быстро заканчивается, и лишь у немногих, таких, как кливия, амариллис, продолжается достаточно долго.

У однолетних травянистых растений продолжительность жизни стебля и листа практически одинакова — 45—120 дней, у вечнозеленых — 1—5 лет, у хвойных, таких, как пихта, — до 10 лет.

Первыми листьями семенных растений являются семядоли зародыша. Следующие (настоящие) листья формируются в виде

меристематических бугорков — *примордиев*, возникающих из верхушечной меристемы побега.

Основными функциями листа являются *фотосинтез, транспирация и газообмен*.

Основные части листа (рис. 3.27). В листе различают листовую пластинку, черешок, основание и прилистники.

Листовая пластинка — основная, наиболее важная фотосинтезирующая часть листа.

Черешки — ориентируют листовые пластинки по отношению к источнику света, создавая листовую мозаику, т.е. такое размещение листьев на побеге, при котором они не затеняют друг друга. Это достигается: а) различной длиной и изогнутостью черешка; б) различной величиной и формой листовой пластинки; в) светочувствительностью листьев. Если черешок отсутствует, лист на-

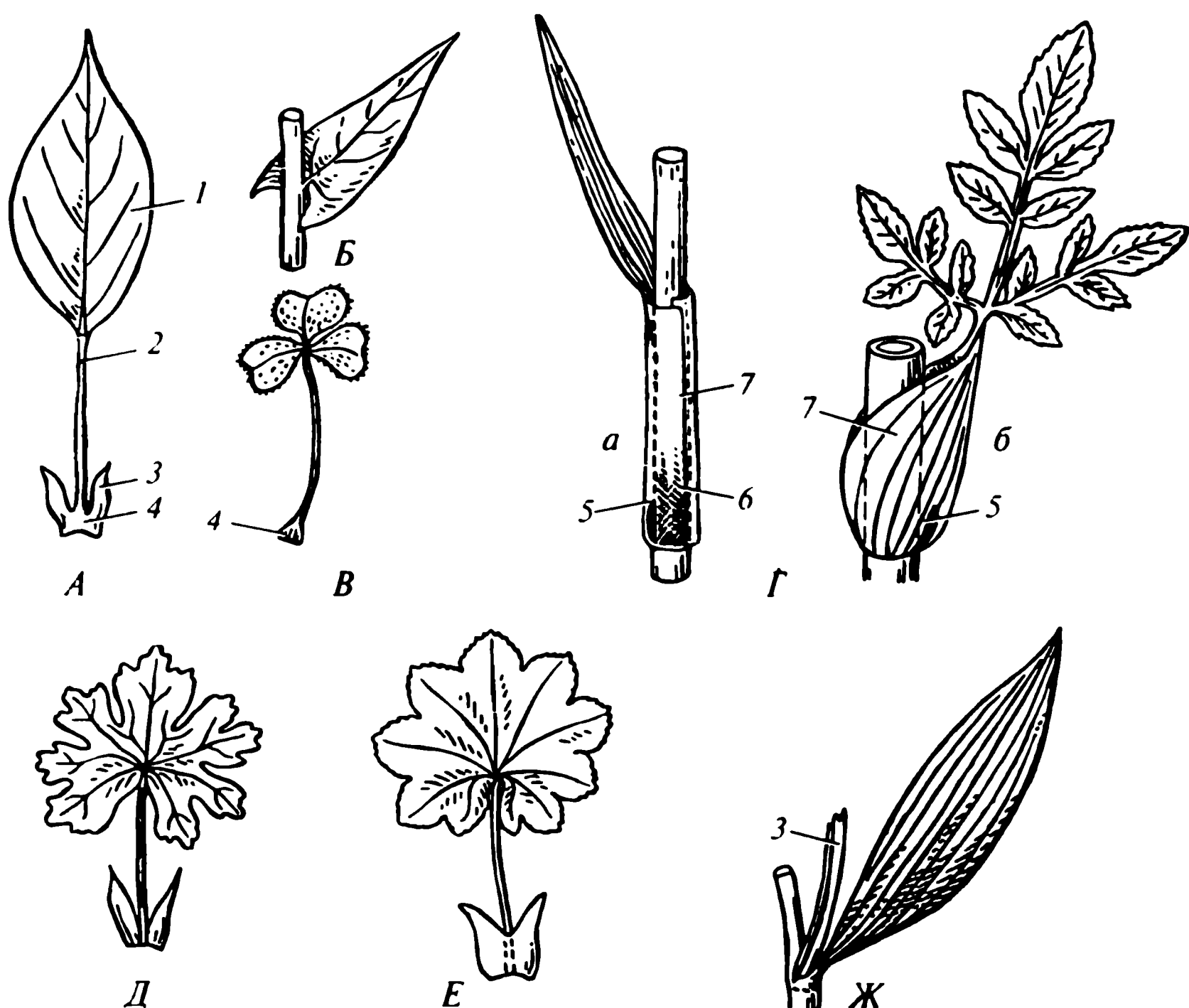


Рис. 3.27. Основные части листа (схема):

А — черешковый; Б — сидячий; В — с подушечкой в основании; Г (а, б) — с влагалищем; Д — со свободными прилистниками; Е — с приросшими прилистниками; Ж — с пазушными прилистниками; 1 — пластинка; 2 — черешок; 3 — прилистники; 4 — основание; 5 — пазушная почка; 6 — интеркалярная меристема; 7 — влагалище

Рис. 3.28. Типы жилкования:

А — дуговое; Б — параллельное; В — пальчатое; Г — перистое

зывается *сидячим*; он прикрепляется к стеблю основанием листовой пластинки.

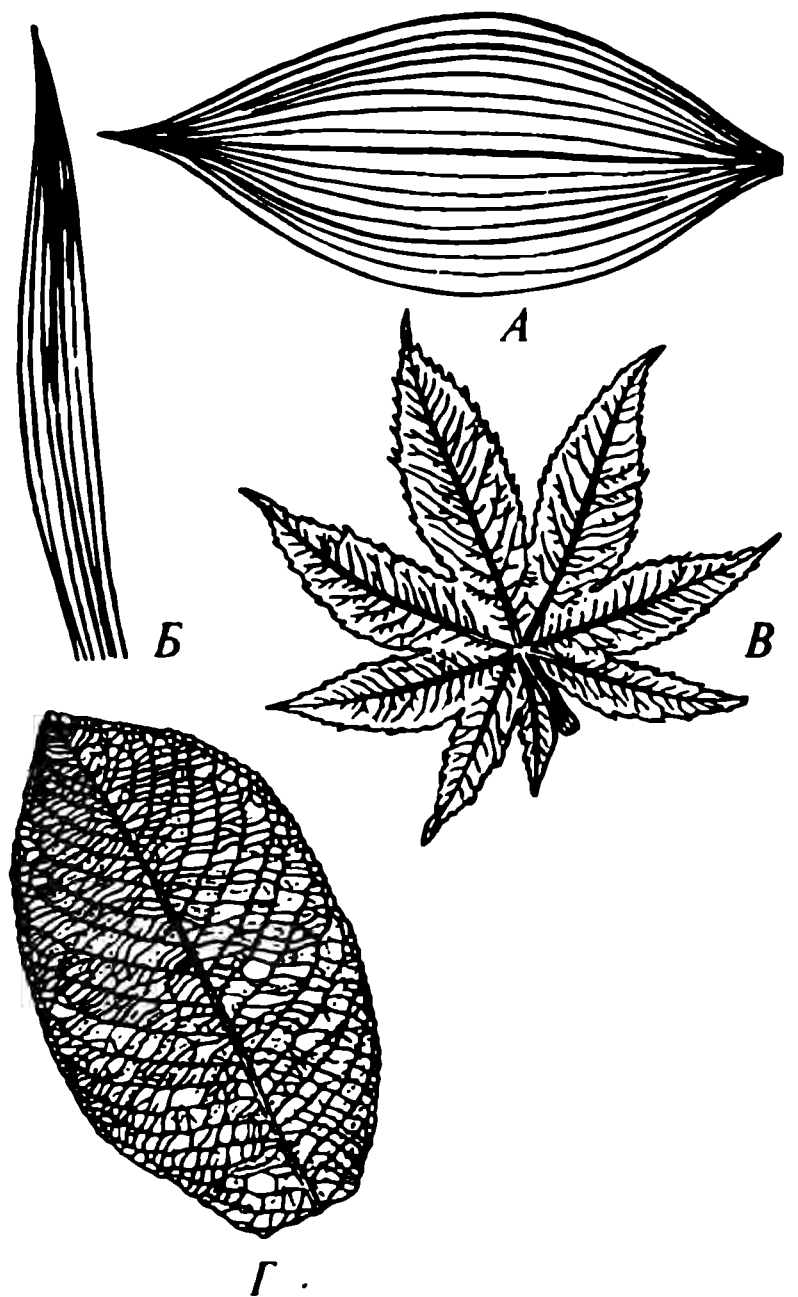
Основание — это базальная часть листа, сочлененная со стеблем. Если основание листа разрастается, то образуется листовое *влагалище* (семейства — злаковые, лилейные, зонтичные). Влагалище защищает пазушные почки и основания междоузлий. У многих однодольных растений влагалища листьев, охватывая друг друга, образуют ложный стебель (гемантус, банан).

Прилистники — парные боковые выросты основания листа. Они прикрывают листовую пластинку еще в почке и предохраняют ее от различных повреждений. В почке прилистники обязательно закладываются вместе с листьями, однако у многих растений быстро опадают или пребывают в зачаточном состоянии. Если прилистники срастаются, то образуется *раструб* (например, в семействе гречишные).

Жилкование. *Жилка* листа представлена сосудисто-волокнистым пучком и выполняет проводящую и механическую функции. Жилки, входящие в лист от стебля через основание и черешок, называют *главными*. От главных жилок отходят *боковые* жилки первых, вторых и т.д. порядков. Между собой жилки могут соединяться сетью мелких жилок — *анастомозов*.

Дуговое и **параллельное** жилкование чаще всего встречается у однодольных растений. При дуговом жилковании неветвящиеся жилки расположены дугообразно и сходятся на верхушке и к основанию листовой пластинки (ландыш). При параллельном жилковании жилки листовой пластинки проходят параллельно одна другой (злаки, осоки).

Пальчатое жилкование — из черешка в листовую пластинку входят несколько главных жилок первого порядка (в виде пальцев руки). От главных жилок отходят жилки последующих порядков (характерно для двудольных растений, например для клена татарского).



Перистое жилкование — выражена центральная жилка, идущая от черешка и сильно ветвящаяся в листовой пластинке в виде пера (характерно для двудольных растений, например для листа черемухи обыкновенной) (рис. 3.28).

КЛАССИФИКАЦИЯ ЛИСТЬЕВ

Лист, состоящий из одной листовой пластинки, называется *простым*. Такие листья опадают в месте сочленения стебля с черешком у деревьев и кустарников и не опадают у травянистых растений. Лист называется *сложным*, когда на общей оси.— *рахи-се* — располагаются несколько листовых пластинок (листочков),

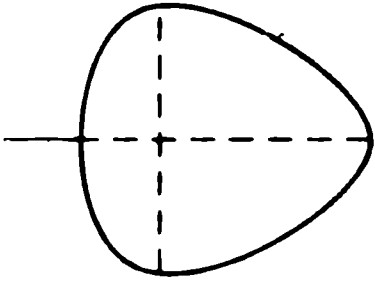
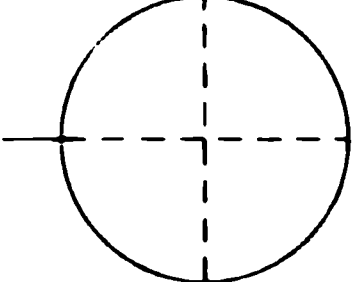
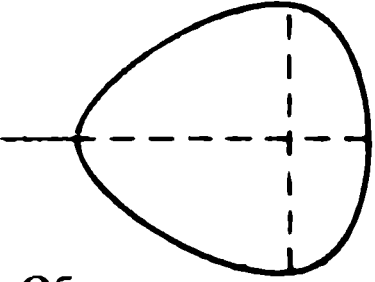
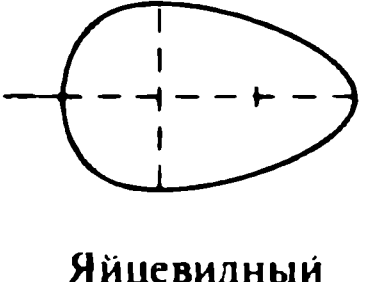
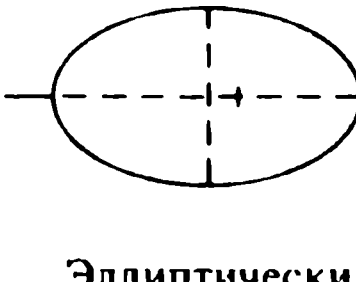
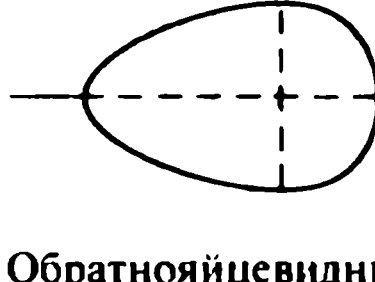
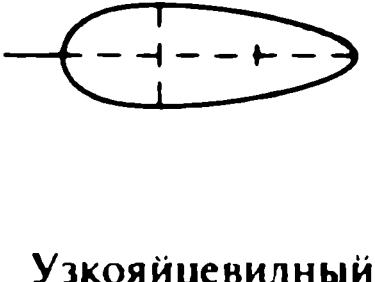
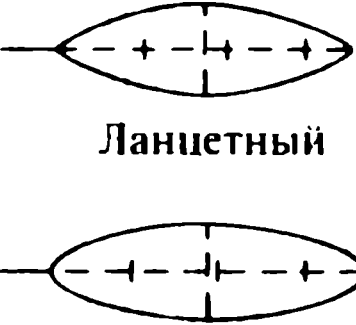
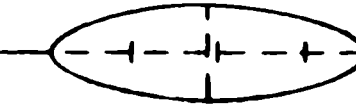
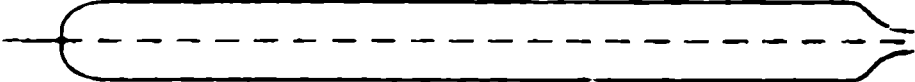
	Наибольшая ширина находится ближе к основанию листа	Наибольшая ширина находится посередине листа	Наибольшая ширина находится ближе к верхушке листа
Длина равна ширине или превышает ее очень мало	 Широкояйцевидный	 Округлый	 Обратно-широкояйцевидный
Длина превышает ширину в 1 1/2 – 2 раза	 Яйцевидный	 Эллиптический	 Обратнояйцевидный
Длина превышает ширину в 3 – 4 раза	 Узкояйцевидный	 Ланцетный  Продолговатый	 Обратно-узкояйцевидный
Длина превышает ширину более чем в 5 раз	 Линейный		

Рис. 3.29. Простые листья с цельной листовой пластинкой

имеющих свои черешочки. При листопаде у сложного листа сначала опадают листочки, а затем рахис (семейства бобовые и розоцветные).

Простые листья подразделяются на листья с цельной и расчлененной листовой пластинкой. Простые листья с цельной листовой пластинкой (рис. 3.29) характеризуются:

- а) формой листовой пластинки — округлая, яйцевидная, продолговатая и т.д.;
- б) формой основания листа — сердцевидное, копьевидное, стреловидное и т.д.;
- в) формой края листовой пластинки — зубчатый, пильчатый, выямчатый и т.д.

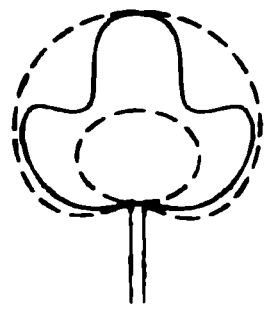
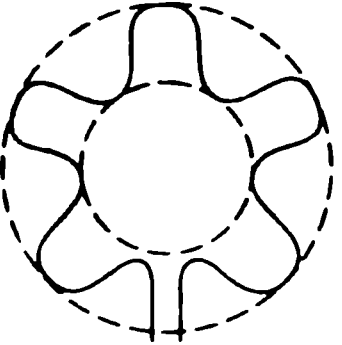
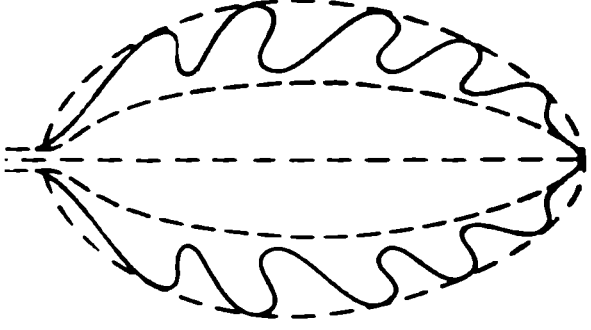
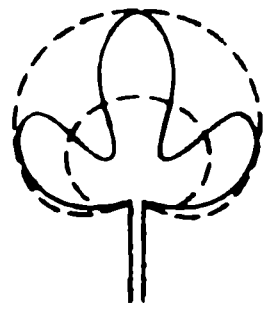
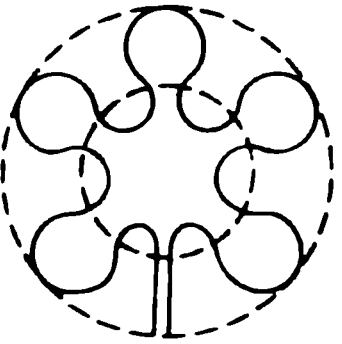
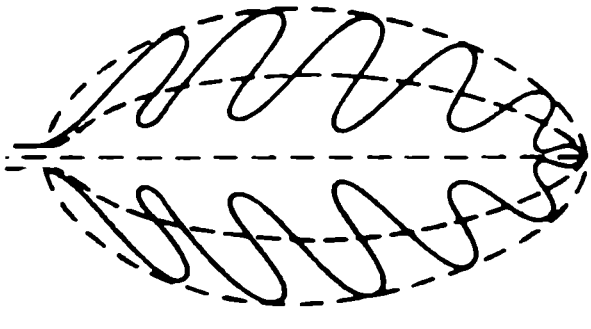
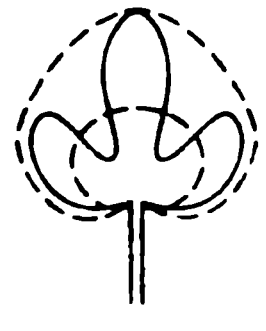
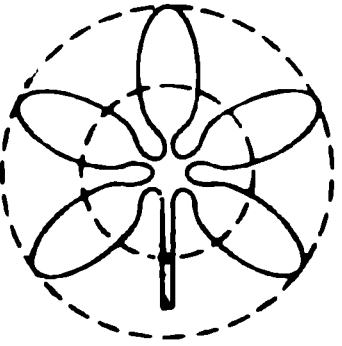
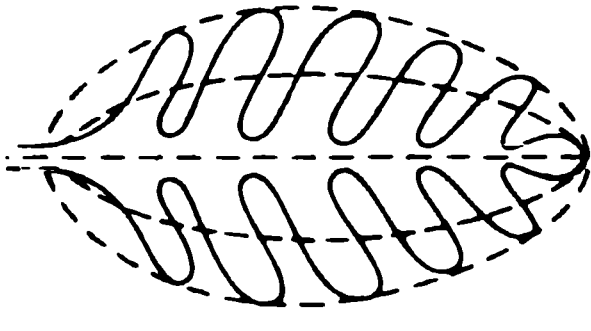
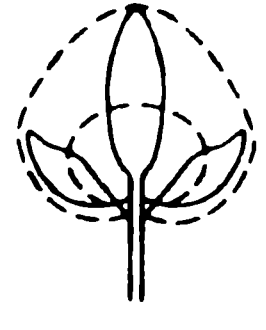
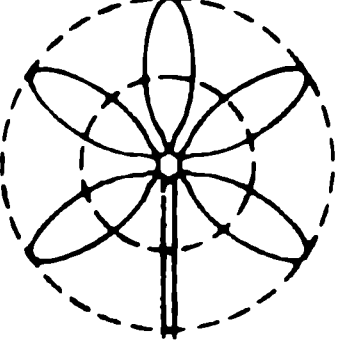
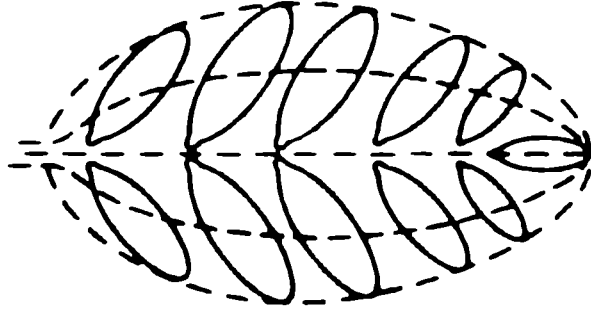
		Тройчато- (трех-)	Пальчато-	Перисто-
Простые листья	Лопастной (менее чем до половины ширины полуластинки)			
	Разделенный (глубже половины ширины полуластинки)			
	Рассеченный (до основания)			
Сложные листья (листочки на черешочках с сочленениями)				

Рис. 3.30. Сложные и простые листья с расчлененной листовой пластинкой

Простые листья с **расчлененной листовой пластинкой** в зависимости от жилкования (пальчатое или перистое) и степени глубины расчленения подразделяют на:

а) пальчатолопастной, или перистолопастной, если расчленение листовой пластинки доходит до $1/3$ ширины пластинки или полупластинки;

б) пальчатораздельный, или перистораздельный, если расчленение листовой пластинки доходит до $1/2$ ширины пластинки или полупластинки.

в) пальчаторассеченный, или перисторассеченный, если степень расчленения листовой пластинки доходит до ее основания или центральной жилки (рис. 3.30).

Сложные листья бывают тройчатосложные, состоящие из трех листочков (земляника), и пальчатосложные, состоящие из множества листочков (каштан). У этих типов сложных листьев все листочки прикрепляются к верхушке рахиса.

Кроме того, у некоторых сложных листьев листочки располагаются по всей длине рахиса. Среди них различают парноперистосложные, если они заканчиваются на верхушке листовой пластинки парой листочков (горох посевной), и непарноперистосложные (рябина обыкновенная), заканчивающиеся одним листочком (см. рис. 3.27).

АНАТОМИЧЕСКОЕ СТРОЕНИЕ ЛИСТОВОЙ ПЛАСТИНКИ

Клетки меристемы зачатка листа дифференцируются в первичную покровную ткань — эпидерму, основную паренхиму и механические ткани. Слои прокамбия, возникшие из срединного меристематического слоя зачатка листа, дифференцируются в проводящие пучки.

По анатомическому строению выделяют *дорсовентральные*, *изолатеральные* и *радиальные* листья.

При равномерном освещении листа с двух сторон, когда листовая пластинка расположена почти вертикально (под острым углом к стеблю), лист становится *изолатеральным*, т. е. *равносторонним*. При такой структуре листа столбчатая хлоренхима располагается с верхней и нижней стороны, например у листьев гладиолуса, нарцисса, ириса.

У большинства растений вследствие неравномерного освещения листа с верхней и нижней стороны развивается на верхней стороне листовой пластинки столбчатая хлоренхима, а на нижней губчатая. Такая структура, где ярко выражены дорсальная и вентральная стороны (свекла сахарная), называется *дорсовентральной*.

У хвой сосны ассимиляционная часть листа представлена складчатой хлоренхимой, расположенной вокруг центрального осевого цилиндра. Структура таких листьев называется *радиальной*.

Строение листа дорсовентральной структуры (рис. 3.31; 3.32). Сверху и снизу лист покрыт живой однослойной *эпидермой*. Верхняя эпидерма по сравнению с нижней представлена более крупными клетками и покрыта кутикулой. Часто верхняя эпидерма покрывается воском, что усиливает защитную функцию листа от потери воды. Клетки эпидермы плотно сомкнуты, чему способствуют их извилистые очертания. Клетки эпидермы играют роль в образовании трихом. *Трихомы* могут быть различной формы: одноклеточные, многоклеточные, ветвистые, в виде щетинок, звездчатые (см. покровные ткани). В клетках трихом протопласт отмирает, содержимое заполняется воздухом; их основная функция — защита от потери воды, перегрева, поедания животными.

В эпидерме располагаются устьица. Они встречаются чаще в нижней эпидерме, но могут находиться и с двух сторон; у водных растений с плавающими листьями устьица имеются только на верхней эпидерме. Если у двудольных растений устьица расположены достаточно свободно по всей эпидерме, то у однодольных с линейными листьями — ровными рядами, причем устьичные щели

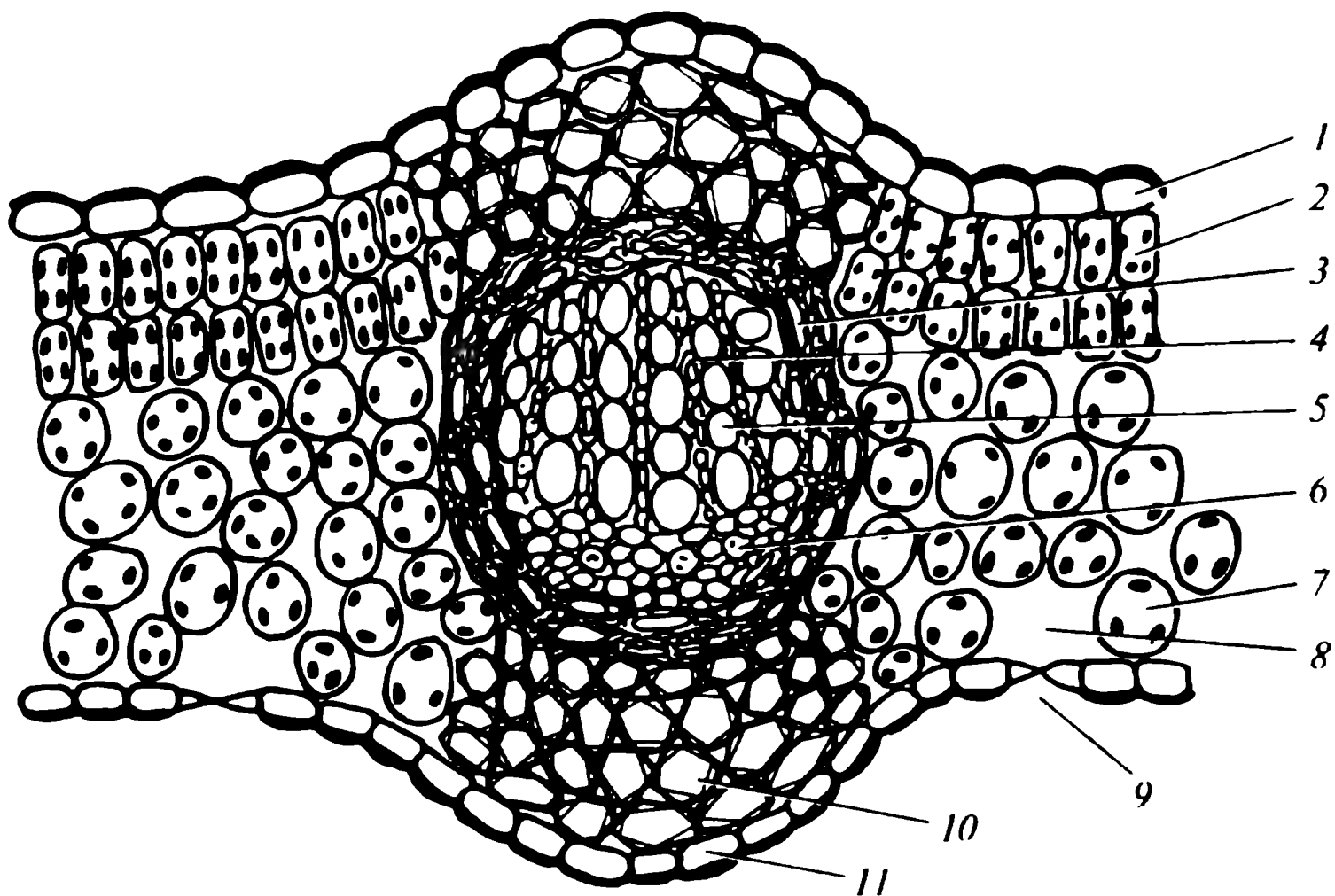


Рис. 3.31. Схема строения дорсовентрального листа:

1 — верхняя эпидерма; 2 — столбчатая хлоренхима; 3 — склеренхима; 4 — сердцевинные лучи ксилемы; 5 — сосуды ксилемы; 6 — флоэма; 7 — губчатая хлоренхима; 8 — воздухоносная полость; 9 — устьице; 10 — колленхима; 11 — нижняя эпидерма

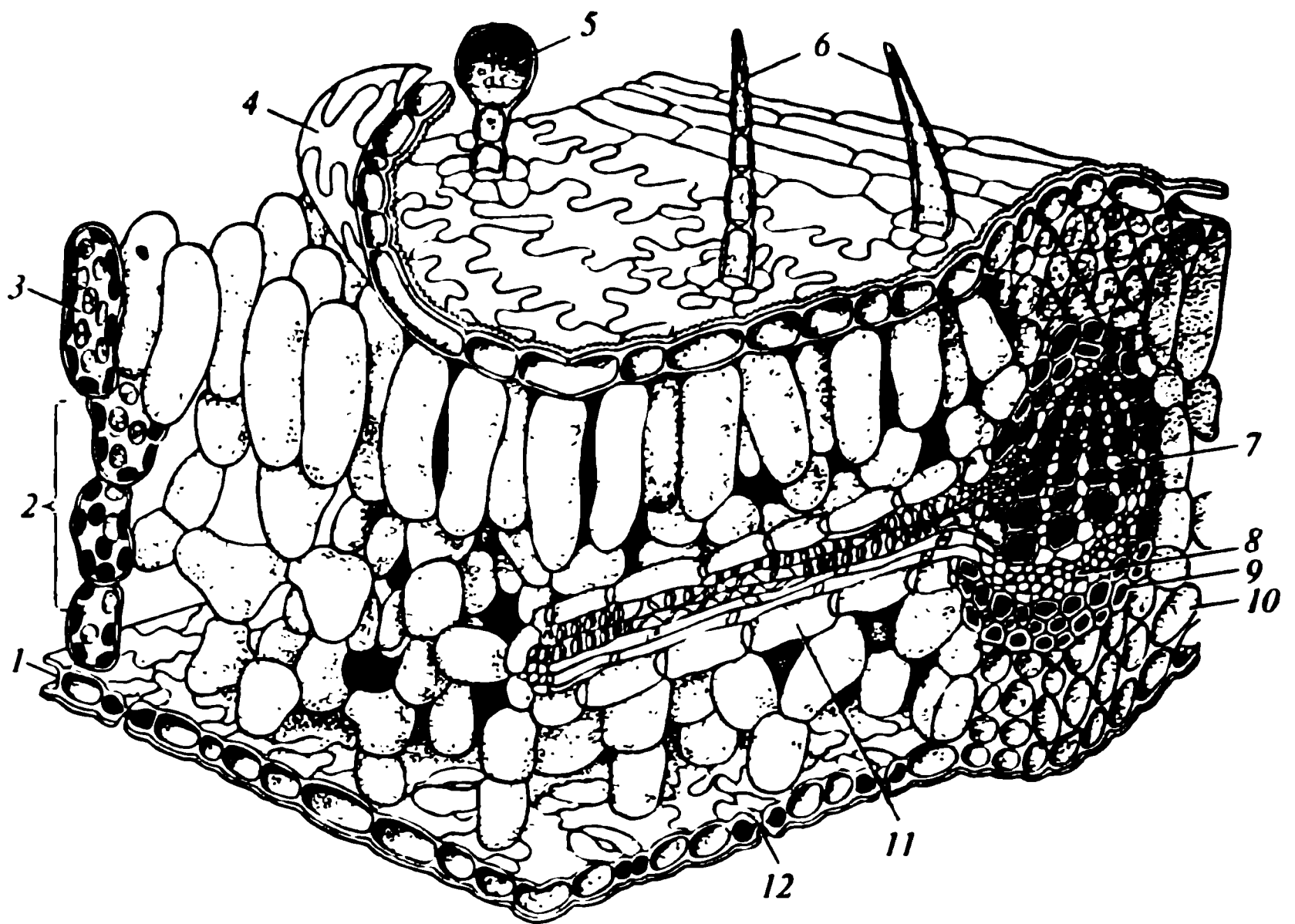


Рис. 3.32. Объемное изображение части листовой пластинки:

1 — нижняя эпидерма; 2 — губчатый мезофилл; 3 — палисадный мезофилл; 4 — верхняя эпидерма; 5 — железистый волосок; 6 — крючий волосок; 7 — ксилема; 8 — флоэма; 9 — склеренхимные волокна; 10 — колленхима; 11 — обкладочные клетки пучка; 12 — устьице

ориентированы вдоль оси листа. Устьицам всегда сопутствуют воздухоносные полости, через которые осуществляются транспирация и газообмен.

Под верхней эпидермой в один-три слоя размещается *столбчатый мезофилл* (столбчатая хлоренхима). Клетки его имеют цилиндрическую форму, причем узкая сторона примыкает к эпидерме. Это высокоспециализированная ткань для выполнения фотосинтеза. Цилиндрическая форма клеток обеспечивает сохранность хлорофилла в хлоропластах. Находясь большую часть времени на вытянутых радиальных стенках, чечевицеобразные хлоропласты не подвергаются воздействию прямых солнечных лучей. Лучи скользят вдоль них, равномерно освещая хлоропласты, не разрушая при этом хлорофилл. Все это способствует активному протеканию фотосинтеза.

Ниже лежит *губчатый мезофилл*, характеризующийся рыхло расположенными округлыми клетками с большими межклетниками. Губчатый мезофилл, как и столбчатый, содержит хлоропласты, но их число в клетках в 2—6 раз меньше, чем в клетках

столбчатой хлоренхиме. Основные функции губчатой ткани — транспирация и газообмен, но она участвует и в фотосинтезе.

Крупные жилки листа представлены полным сосудисто-волокнистым пучком, а мелкие — неполным. Вверху полного сосудисто-волокнистого пучка располагается ксилема, а под ней — флоэма. Как правило, это закрытые пучки, но у некоторых двудольных видны следы деятельности камбия, рано прекращающего свою

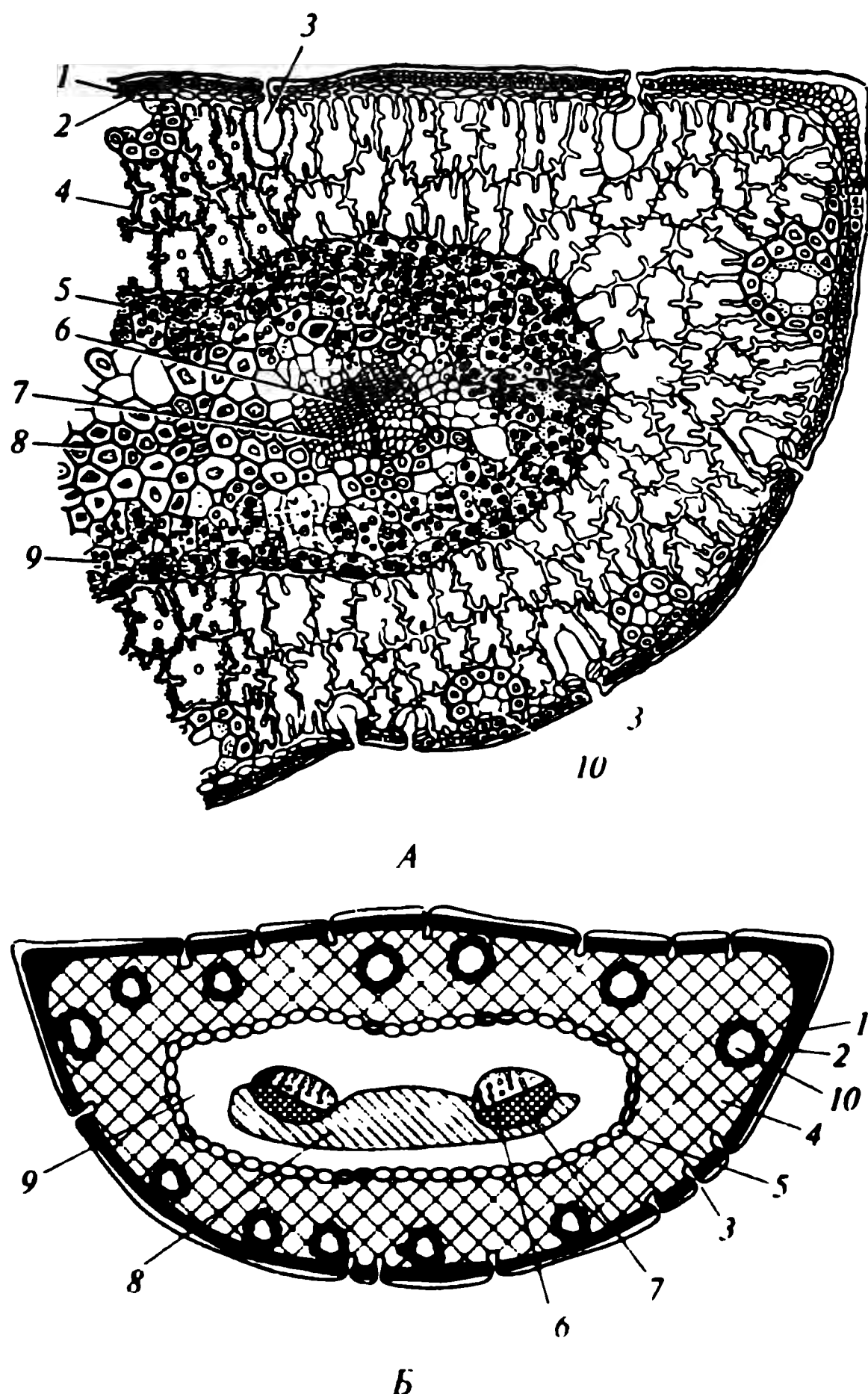


Рис. 3.33. Лист (хвоя) сосны в поперечном разрезе:

А — детальный рисунок, *Б* — схема. 1 — эпидерма; 2 — гиподерма; 3 — устьичный аппарат; 4 — складчатая паренхима; 5 — эпидерма; 6 — ксилема; 7 — флоэма (6—7 — проводящий пучок); 8 — склеренхима; 9 — паренхима (трансфузионная ткань); 10 — смоляной ход

деятельность. У двудольных вокруг пучка кольцом лежит склеренхима, оберегающая пучок от давления разрастающихся клеток мезофилла листа. Над пучком и под ним располагается угловая, или пластинчатая, колленхима, примыкающая к эпидерме и выполняющая опорную функцию. Мелкие жилки проходят в толще мезофилла под столбчатой хлоренхимой. Склеренхима может располагаться участками или вокруг этих жилок (рис. 22, 23, 24 цв. вкл.).

Строение листа радиальной структуры. Рассмотрим строение листьев хвойных растений на примере хвои сосны (рис. 3.33). Клетки эпидермы толстостенные, одревесневшие, почти квадратной формы, покрыты толстым слоем кутикулы. Под эпидермой, в один слой располагается гиподерма; она лежит одним слоем, а по углам несколькими слоями. Клетки гиподермы со временем одревесневают и выполняют водозапасающую и механическую функции. С обеих сторон листа имеются погруженные устьица, под которыми лежат большие воздухоносные полости. Под гиподермой находится мезофилл, представленный клетками с внутренними складками, увеличивающими ассимилирующую поверхность клеток. В складчатой хлоренхиме проходят смоляные ходы.

Центральный осевой цилиндр отделяется от складчатой хлоренхимы эндодермой с пятнами Каспари. Проводящая система, представленная двумя пучками, снизу обрамлена тяжами склеренхимы. Остальное пространство занято трансфузионной тканью, осуществляющей связь пучков с мезофиллом. Трансфузионная ткань состоит из мертвых и живых клеток. По рядам живых клеток передаются ассимиляты во флоэму. По мертвым клеткам передается вода из ксилемы к хлоренхиме.

ЛИСТОПАД

Листопад — это биологическое явление, обусловленное жизнедеятельностью растения. Лист, достигший предельных размеров, довольно быстро начинает стареть и отмирать. При старении листа замедляются жизненно важные процессы: дыхание, фотосинтез. Процессы распада начинают преобладать над синтезом, и из листа начинают оттекать органические вещества (углеводы, аминокислоты). Лист освобождается от питательных веществ, но в нем начинают накапливаться балластные вещества, такие как соли оксалата кальция. Видимый признак старения листа — изменение его окраски. С разрушением хлорофилла и накоплением каротиноидов и антоцианов лист приобретает желтый, оранжевый или багряный цвет. Образованию антоцианов способствуют следующие условия: низкая температура, солнечная погода и высокое содержание сахара в клетках мезофилла. Во время дождливой, пасмур-

ной осени листья, как правило, желтые, а не багряные, и дольше остаются на деревьях. У травянистых растений лист разрушается, но остается на стебле, у деревьев и кустарников старые листья опадают. Таким образом растения реагируют на уменьшающийся световой день и понижение температуры. Это связано с тем, что в конце лета в месте прикрепления листа к стеблю образуется отдельный пробковый слой, изолирующий лист от стебля. При порывах ветра и под собственной тяжестью лист отделяется от стебля по разделительному (пробковому) слою и на этом месте остается *листовой рубец*. Листовой рубец покрыт пробкой, которая защищает ткани стебля на том месте, где крепился лист.

Опадание листьев может происходить и летом для предотвращения растением физиологической засухи, так как оставшиеся листья испаряли бы воду, которая не может в это время в достаточном количестве поступить в корни.

Кроме *листопадных* растений есть и *вечнозеленые*. Они сохраняют зеленые листья в течение всего года, но по истечении своего жизненного срока (несколько лет) также опадают.

МЕТАМОРФОЗЫ ЛИСТА

Листья, как и другие органы растения, подвержены разнообразным метаморфозам — изменениям внешнего вида и функций (рис. 3.34).

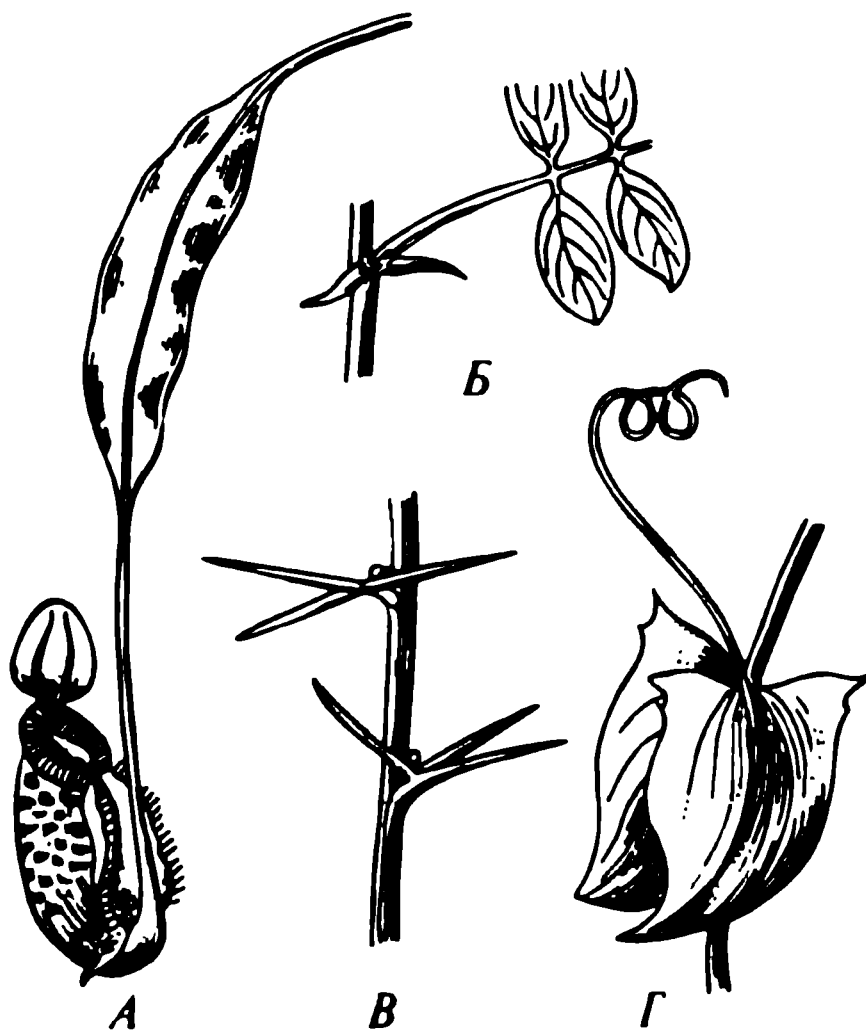


Рис. 3.34. Метаморфозы листа:

А — ловчий аппарат непентеса; Б — колючки акации белой; В — колючки барбариса; Г — усик чины

Усики. У многих лазающих растений, таких, как диоскорей, настурция, часть листа или весь лист превращается в усики. У многих представителей бобовых (горох посевной, чечевица) в усики видоизменены верхняя часть рахиса и несколько пар листочков.

Колючки — это приспособления для уменьшения испарения влаги и от поедания животными. Лист полностью может быть метаморфизирован в колючку, как, например, у кактусов. У некоторых растений, например у акаций, робиний, молочаев, колючки образуются из прилистников после опадания листьев.

Филлодий — метаморфоз черешка (у некоторых видов чин Кавказа) или основания листа в образование, похожее на плоский лист, выполняющий функцию фотосинтеза. Филлодии характерны для растений, обитающих в засушливом климате.

Ловчие аппараты насекомоядных растений представляют собой видоизмененные листья. Эти растения автотрофные, но способны также переваривать мелких животных и добывать готовые органические вещества. Например, росянка, обитающая на торфяных болотах, имеет ловчий аппарат в виде пурпурной ножки — выроста пластинки листа — и овальной головки — железки, выделяющей секрет наподобие пепсина, с кислотой и ферментом (см. рис. 3.34).

ЦАРСТВО ДРОБЯНКИ — МУСНОТА. ЦАРСТВО ПРОТОКТИСТЫ — PROTOSTISTA. ЦАРСТВО ГРИБЫ — МУСОТА (FUNGI)

ТАКСОНОМИЧЕСКИЕ КАТЕГОРИИ И ТАКСОНЫ. БИНАРНАЯ НОМЕНКЛАТУРА

Систематика изучает многообразие растительных организмов, и её основная задача — классификация этого огромного многообразия. Вид представляет собой основную таксономическую категорию в систематике. Каждый вид принадлежит к какому-либо роду, род — к семейству, семейство — к порядку, порядок — к классу, класс — к отделу, отдел — царству. При необходимости могут использоваться и промежуточные таксономические категории: подвид, подрод, подсемейство, надпорядок, надцарство и др.

Таксонами принято называть реально существующие или существовавшие группы организмов, которые в процессе классификации отнесены к определенным таксономическим категориям. Например, ранги рода или вида являются *таксономическими категориями*, а род шиповник и вид шиповник собачий — два конкретных *таксона*. Первый таксон охватывает все существующие виды рода шиповник, второй — все особи, относимые к виду шиповник собачий (табл. 4.1).

Научные названия всех таксонов выше вида состоят из одного латинского слова, т.е. униномиальны. Для видов начиная с 1753 г. (время выхода в свет книги К. Линнея «Виды растений») приняты *биномиальные названия*, состоящие из двух латинских слов. Первое слово обозначает род, к которому относится данный вид, второе — видовой эпитет. После названия вида заглавной буквой ставится фамилия ученого, описавшего этот вид. Например, ландыш майский — *Convallaria majalis* L. Виды существуют и возникают в процессе эволюции. По В. Л. Комарову, «...вид есть совокупность поколений, происходящих от общего предка и под влиянием среды и борьбы за существование обособленных отбором от остального мира живых существ».

Подвиды — более мелкие таксоны внутри вида, занимающие в природе свой ареал (шавель обыкновенный).

Разновидности — различаются между собой меньше, чем подвиды, не имеют своего ареала, но при этом морфологические признаки закреплены наследственно.

Таблица 4.1. Таксономические категории и таксоны
(на примере вида шиповник собачий)

Таксономическая категория	Таксон
Царство	Растения (Plantae)
Отдел	Покрывтосеменные (Magnoliophyta, или Angiospermae)
Класс	Двудольные (Magnoliopsida, Dicotyledones)
Подкласс	Розилы (Rosidae)
Порядок	Розоцветные (Rosales)
Семейство	Розоцветные (Rosaceae)
Подсемейство	Розовые (Rosoideae)
Род	Шиповник (<i>Rosa</i>)
Вид	Шиповник собачий (<i>Rosa canina</i>)

Сорт — группа особей внутри вида, подвида, разновидностей, имеющих ряд наследственных, стойких признаков (зимостойкость, крупноплодность, высокая урожайность и др.), не передающихся по наследству. Для сохранения материнских признаков сорта обычно проводят вегетативное размножение.

ЦАРСТВО ДРОБЯНКИ — МУСНОТА

Царство дробянки объединяет доядерные (т.е. не имеющие ядра, ограниченного мембраной) микроорганизмы, называемые прокариотами (от лат. *про* — перед и греч. *карион* — ядро). Прокариоты — очень древние организмы, появившиеся свыше 3 млрд лет назад. Царство дробянки подразделяют на два подцарства — настоящие бактерии и оксифотобактерии.

ПОДЦАРСТВО НАСТОЯЩИЕ БАКТЕРИИ — BACTERIOBIONTA

Бактерии — это в основном одноклеточные и колониальные организмы. Условно их относят к царству растения, однако связь бактерий с высшими растениями или водорослями не доказана. Бактерии распространены повсеместно. Так, в 1 см³ воды их содержится около тысячи, а в 1 см³ молока — около миллиона.

Строение бактериальной клетки. В составе *клеточной стенки* бактерий отсутствуют хитин и целлюлоза, что характерно для грибных и растительных клеток. Опорный каркас стенок образован

гликопептидом (мукопротеидом) муреином. Поверх клеточной оболочки располагается *капсула* или *слизистый слой*. Эта часть клеточной стенки, являясь дополнительной защитой бактерий, служит также для формирования колоний из отдельных клеток. *Клеточная оболочка* сверху покрывает плазматическую мембрану бактерий.

Цитоплазма бактерий имеет зернистый вид. В химическом отношении она представляет собой сложную смесь белков, жиров, углеводов, многочисленных других органических соединений, минеральных веществ, воды и включений — запасных питательных веществ (волютин, содержащий фосфор, гликоген, жир). У фотосинтезирующих бактерий во впячиваниях наружной плазматической мембраны находится пигмент бактериохлорофилл. Значительная часть органических веществ находится в коллоидном состоянии, причем они всегда тесно перемешаны. В цитоплазме присутствуют также рибосомы 70S. Кроме них можно обнаружить сложные мембранные структуры в виде самостоятельных телец — мезосом, образующихся из наружной мембраны. *Мезосомы* выполняют функцию аппарата Гольджи.

Ядерный аппарат бактерий, представленный одной кольцевой молекулой ДНК, называют *нуклеоидом*. Нить ДНК у бактерий прикрепляется какой-либо частью к цитоплазматической мембране или ее выростам с помощью специфических белков. Таким образом, цитоплазматическая мембрана у бактерий принимает участие в делении нуклеоида. Кроме кольцевой хромосомы могут находиться более короткие двухцепочные нити ДНК — так называемые плазмиды (внехромосомные факторы наследственности).

Многие бактерии подвижны. Органами движения у них служат *жгутики* и тонкие палочковидные белковые выросты — *пили*, или *фимбрии* (они короче и тоньше жгутиков, помогают прилипать к другим клеткам). Основание жгутиков находится под цитоплазматической мембраной, закрепляясь там с помощью пары дисков (рис. 4.1).

Бактерии могут образовывать колонии. У большинства бактерий, растущих на неокрашенных средах, колонии бывают сероватыми или беловатыми; иногда они полупрозрачны, а иногда совсем непрозрачны. Однако для некоторых видов характерно образование самых разнообразных пигментов (бактериохлорофилл, цитохромы, липохромы и др.).

При неблагоприятных условиях бактерии образуют споры. *Процесс спорообразования* состоит в том, что за счет потери воды протопласт сжимается, покрывается плотной оболочкой, прежняя оболочка клетки разрушается, и образовавшаяся эндоспора высвобождается. Плотная оболочка позволяет спорам длительное время пережидать неблагоприятные условия (сотни и даже тысячи лет) и сохранять жизнеспособность.

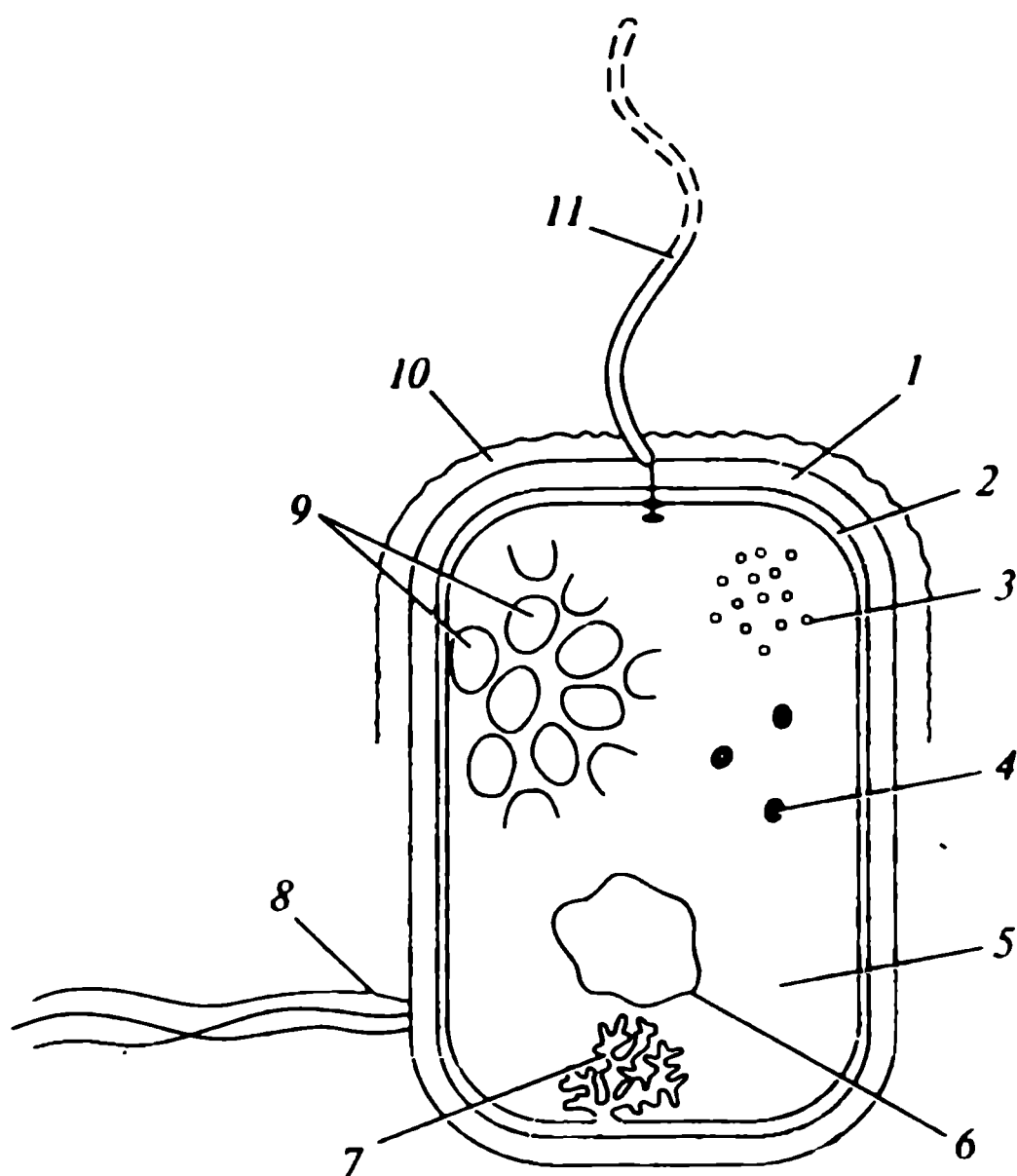


Рис. 4.1. Схема строения бактериальной клетки:

1 — клеточная стенка; 2 — плазматическая мембрана; 3 — рибосомы; 4 — запасные питательные вещества; 5 — цитоплазма; 6 — кольцевая молекула ДНК; 7 — мезосома; 8 — пили, или фимбрии; 9 — фотосинтетические мембраны; 10 — капсула; 11 — жгутик

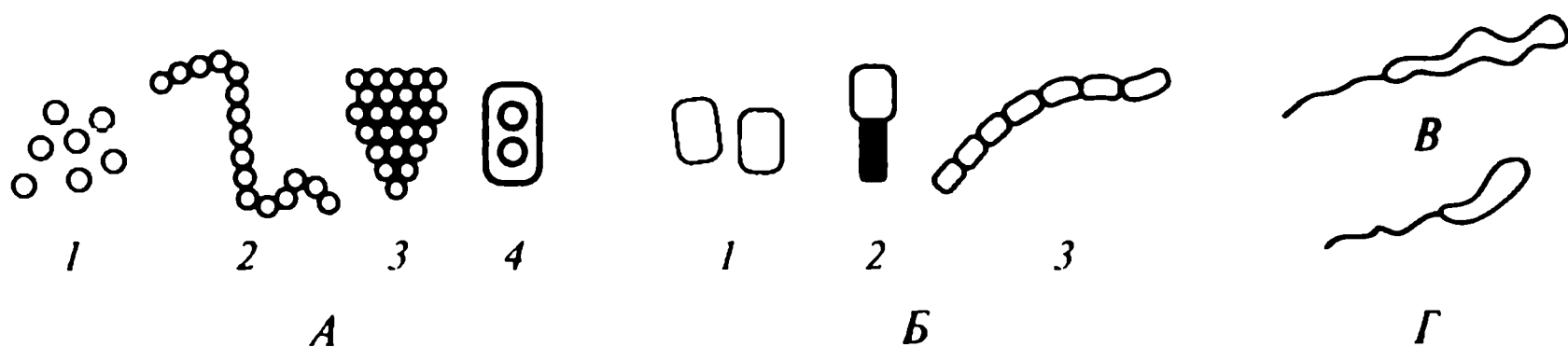


Рис. 4.2. Морфологические типы бактерий:

А — кокки: 1 — кокки; 2 — стрептококки (многие виды вызывают инфекционные заболевания верхних дыхательных путей); 3 — стафилококки (разные штаммы вызывают фурункулез, воспаление легких, пищевые отравления); 4 — диплококки (две клетки в одной капсуле, например пневмококк — возбудитель пневмонии); Б — бациллы (палочковидные): 1 — одиночные палочки (возбудитель брюшного тифа); 2 — бациллы с эндоспорами (например, возбудитель столбняка); 3 — палочки, образующие цепочки клеток (возбудитель сибирской язвы); В — спириллы (спиралевидные) — спиральная палочка с одним жгутиком (по форме клеток на спириллы похожи спирохеты, но есть различия по способу передвижения, например возбудитель сифилиса); Г — вибрионы (короткие палочки, всегда изогнутые в виде запятой, например возбудитель холеры)

Морфологические типы бактерий показаны на рис. 4.2.

Питание и энергетический обмен. Бактерии, так же как и грибы, способны поглощать питательные вещества всей поверхностью через плазматическую мембрану, проницаемую для некрупных молекул белков, полисахаридов и др. Расщепление полимеров до более простых молекул происходит за счет выделяемых бактерией экзоферментов. Такое явление называется *внеклеточным перевариванием*.

По типу питания бактерии подразделяются на **автотрофы** — хемосинтетики, фотосинтетики, и **гетеротрофы** — сапрофиты, симбионты, паразиты.

Автотрофы синтезируют органическое вещество самостоятельно. Источником энергии для хемосинтетиков является окисление минеральных веществ, а для фотосинтетиков — свет. К *хемосинтетикам* относятся серобактерии, получающие энергию при окислении серы или сероводорода; железобактерии — при окислении двухвалентного железа; нитрифицирующие бактерии — при окислении аммиака или нитритов. К *фотосинтетикам* относятся зеленые и пурпурные серобактерии, живущие в соленых, пресных и серных водоемах. Фотосинтез у них проходит по анаэробному типу, т.е. без выделения O_2 , с задействованием фотосистемы I (ФС I) в отличие от синезеленых водорослей и растений.

Гетеротрофные организмы получают органическое вещество за счет других организмов. *Сапрофиты* получают необходимый углерод путем разложения готового органического вещества мертвых организмов; *паразиты* используют вещество живых растений, животных и человека. Бактерии, живущие в симбиозе с растительными или животными организмами, являются *симбионтами* (например, клубеньковые азотфиксирующие бактерии бобовых). Энергетический обмен (катаболизм) у гетеротрофных бактерий связан с окислением органических веществ в форме аэробного дыхания и брожения. По типу дыхания бактерии бывают *анаэробами* (столбнячная палочка) и *аэробами* (туберкулезная палочка).

Размножение бактерий. Для бактерий характерно бесполое и половое размножение.

Бесполое размножение. После достижения определенных (критических) размеров клетка подвергается делению. Для подавляющего большинства прокариот характерно *равновеликое бинарное поперечное деление*, приводящее к образованию двух одинаковых дочерних клеток. Весь цикл деления прокариот можно разделить на три стадии:

1) редупликация (начинается в точке прикрепления кольцевой хромосомы к цитоплазматической мембране, которая определяет начало и конец ее репликации);

2) синтез мембраны в области контакта ДНК с цитоплазматической мембраной, что приводит к разделению (растаскива-

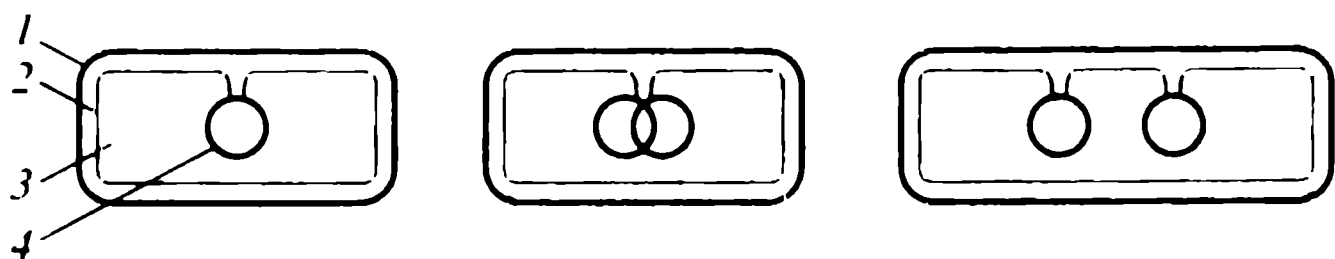


Рис. 4.3. Равновеликое бинарное поперечное деление бактерий:

1 — клеточная стенка; 2 — плазматическая мембрана; 3 — цитоплазма; 4 — молекула ДНК

нию) дочерних молекул ДНК и оформлению обособленных хромосом;

3) образование поперечной перегородки, идущее от периферии к центру; перегородка разделяет две дочерние хромосомы, каждая из которых прикреплена к цитоплазматической мембране (рис. 4.3).

Такое простое деление клетки в благоприятных условиях наступает каждые 15—20 мин, что обеспечивает большую интенсивность размножения. Таким образом, при равновеликом бинарном делении материнская клетка делится на две дочерние клетки.

Половое размножение. У некоторых бактерий известен половой процесс, при котором происходит лишь генетический обмен между клетками, но не образуются новые клетки. Он состоит в прямом контакте двух клеток, при этом формируется (клеткой-донором, выполняющей мужские функции) специальный вырост — копуляционный канал, по которому генетический материал (ДНК) передается в клетку-реципиент (имеющую женскую потенцию). Такой процесс называется *конъюгацией*. Очень часто наблюдается передача не всей молекулы ДНК, а только ее отдельных фрагментов.

У бактерий имеются и другие способы передачи наследственного материала — *трансформация* и *трансдукция*. Первая осуществляется путем внесения ДНК разрушенных клеток одной культуры в живую культуру другой бактерии. Трансдукция проявляется в переносе генетического материала от одной культуры к другой с помощью бактериофагов. Эти способы передачи наследственного материала расцениваются как хромосомные мутации.

Значение бактерий. Бактерии участвуют в разрушении мертвого органического материала в экосистемах и тем самым включаются в круговорот углерода, азота, фосфора, серы, железа и других элементов. Роль бактерий в процессах разложения определяющая, так как ими разлагаются практически все природные соединения.

Симбиотические бактерии кишечника млекопитающих (микрофлора) участвуют в синтезе ряда витаминов группы В и витамина К, а также расщепляют клетчатку.

Многие виды бактерий служат причиной болезни животных и человека (дизентерия, холера, туберкулез, сифилис, бруцеллез и др.), а также растений (бактериозы — увядание, пятнистость и др.).

Человек использует полезные свойства бактерий в народном хозяйстве и медицинской промышленности. Большая группа молочно-кислых бактерий производит молочно-кислое брожение за счет анаэробного окисления сахара молока и других углеводов в молочную кислоту. Так, молочно-кислый стрептококк (*Streptococcus lactis*) широко используется для приготовления простокваши; сырная палочка (*Lactobacterium bulgaricum*) — для приготовления кефира, сметаны, сыров. Бактерии используются для создания новых способов получения важнейших для промышленности веществ, в том числе спиртов, органических кислот, сахаров, полимеров, аминокислот и ряда ферментов. Бактерии служат источником для получения антибиотиков (стрептомицин, грамицидин).

ПОДЦАРСТВО ОКСИФОТОБАКТЕРИИ — ОХУРНОТОВАСТЕРИЯ

Подцарство оксифотобактерии включает отдел очень древних живых организмов — цианобактерий, называемых также синезелеными водорослями.

Цианобактерии, или синезеленые водоросли (Cyanobacteria), относятся к фототрофным прокариотам. Несмотря на то что их организация близка к прокариотам (строение клеток, наличие муреина, способность фиксировать азот), имеются и отличия от бактерий: наличие фотосистемы II; организация пигментной системы, аналогичной красным водорослям; фотосинтез с выделением кислорода; водный (в основном пресноводный) образ жизни.

Строение. Клетки — по форме округлые, эллиптические, цилиндрические, бочонковидные — могут оставаться одиночными, объединяться в колонии или образовывать многоклеточные нити.

Клеточная стенка довольно толстая, содержит некоторое количество целлюлозы, но главными ее компонентами являются иные полисахариды и пектиновые вещества. Подобно многим прокариотам, клеточная стенка синезеленых водорослей содержит муреин (гликопептид). В клеточной стенке есть поры для сообщения между клетками. Поверх клеточной стенки часто выделяется слизь в виде толстого чехла, предохраняющего от высыхания и облегчающего скольжение.

Кроме того, в цианобактериях возможно фиксирование атмосферного азота. Настоящие вакуоли с клеточным соком редки, но в цитоплазме многих видов этих водорослей имеются газовые вакуо-

ли, или *псевдовакуоли*. Нитчатые формы водорослей (например, осциллятория, носток) помимо обычных клеток имеют более крупные вакуоли, наполненные *азотом*, — *гетероцисты* (рис. 4.4). Гетероцисты способны фиксировать азот, снабжая, таким образом, азотистыми веществами прочие клетки. Считается, что эти вакуоли регулируют плавучесть клетки и позволяют ей парить в толще воды.

У цианобактерий найдены *пигменты*: хлорофилл *a*, несколько каротинов и ксантофиллов, а также фикобиллины, модифицирующие их окраску от сине-зеленой, фиолетовой и красноватой почти до черной (синие — фикоцианин и красный — фикоэритрин). Пигменты располагаются в одиночных тилакоидах. Фотосинтезирующий аппарат цианобактерий имеет фотосистемы I и II, поэтому способен к аэробному фотосинтезу с выделением кислорода. Продукты фотосинтеза могут накапливаться, хотя и в небольших количествах. Чаще всего это гликопротеид, похожий по химическому составу на гликоген. Большинство цианобактерий, будучи автотрофными организмами, могут синтезировать все ве-

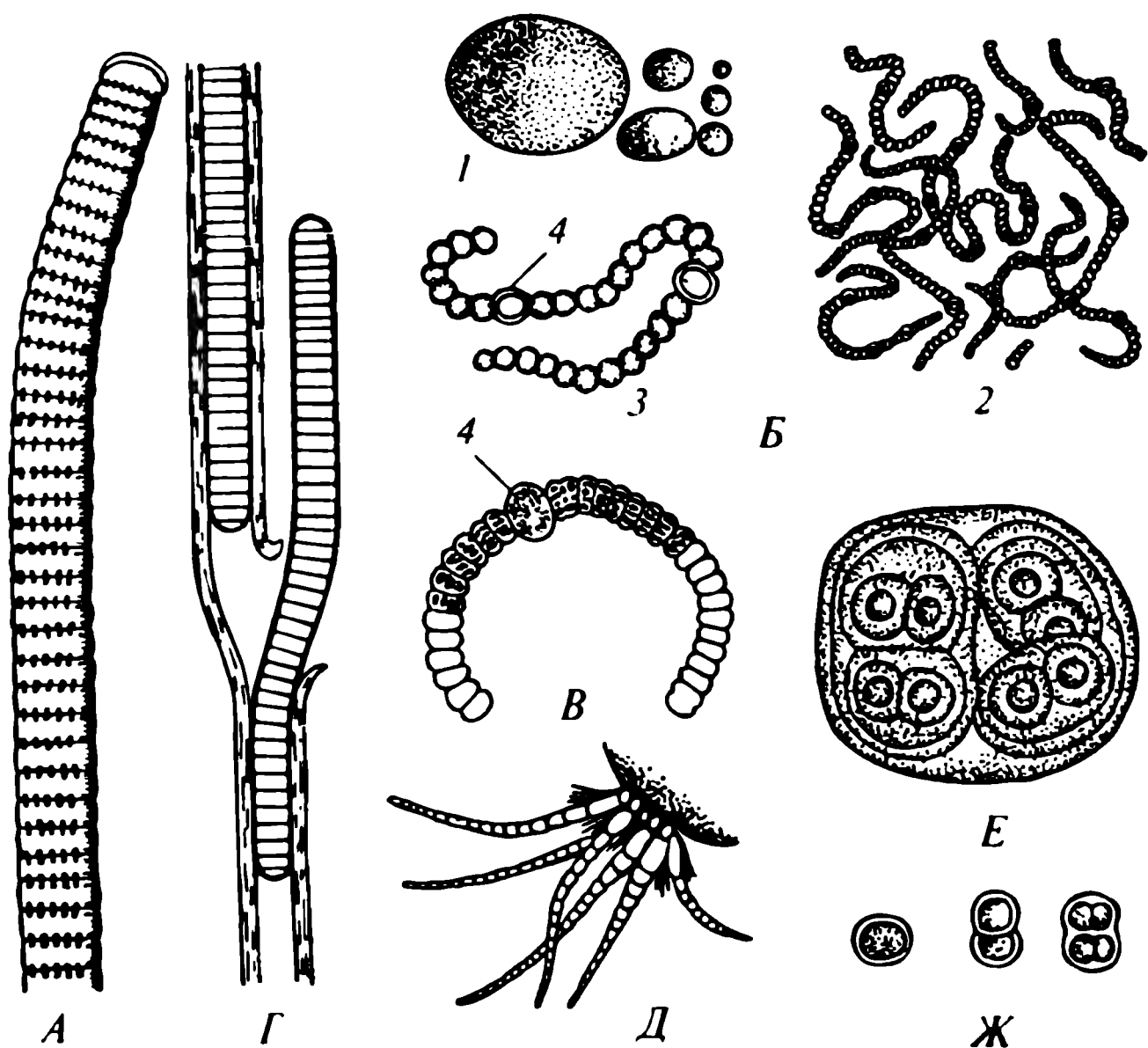


Рис. 4.4. Синезеленые водоросли (цианобактерии — *Cyanophyta*):

A — осциллятория (*Oscillatoria*); *Б* — носток (*Nostoc*); *В* — анабена (*Anabaena*); *Г* — лингбия (*Lyngbya*); *Д* — ривулярия (*Rivularia*); *Е* — глеокапса (*Gleocapsa*); *Ж* — хроококк (*Chroococcus*); 1 — общий вид; 2 — вид при малом увеличении микроскопа; 3 — отдельная нить при большом увеличении; 4 — гетероцисты

щества клетки за счет энергии света. Однако они способны и к смешанному типу питания (как гетеротрофы).

Для цианобактерий, как и для бактерий, характерно наличие нуклеоида в центральной части клетки. В качестве запасных включений в цитоплазме имеются гликоген, волютин, белок цианофицин.

Размножение. В отличие от настоящих бактерий у цианобактерий, не имеющих жгутиков, полового процесса нет.

Вегетативное размножение одноклеточных и колониальных форм происходит за счет деления клетки пополам (как у бактерий); у нитчатых форм разделение происходит по гетероцистам.

Распространение и значение. За счет своей миксотрофности (авто- и гетеротрофный способ питания), а также азотфиксации синезеленые водоросли встречаются и в воде и на суше. Их массовое развитие в воде вызывает «цветение» воды. При гниении клеток в воду выделяются токсические вещества, поэтому вода приобретает неприятный запах. Благодаря газовым вакуолям цианеи всплывают на поверхность воды, на которой образуется маслянистая пленка, не пропускающая воздух. Вода становится непригодной для питья и вызывает массовую гибель рыб (замор). На суше образуют налеты на камнях и коре деревьев, входя в симбиоз с грибами и образуя лишайники. Среди относительно немногих случаев полезного использования человеком цианобактерий — искусственное разведение видов анабена (*Anabena oryza*) на рисовых полях в тропиках с целью обогащения почвы соединениями азота. Внесение в почву перед посевом анабены повышает урожайность риса на 50 % за счет фиксации азота из атмосферы. Некоторые виды спиролины (*Spirulina maxima*) содержат физиологически активные вещества, йодсодержащие гормоны и простагландины и рекомендуются для использования в качестве пищевых добавок.

ЦАРСТВО ПРОТОКТИСТЫ — PROTOCTISTA

В 1866 г. Эрнст Геккель предложил наряду с царствами животные и растения, третье царство — протисты, объединив в него и про-, и эукариотические клетки. В начале 1980-х гг. американская исследовательница Линн Марголис взамен термина «протисты» ввела термин «протоктисты» и отнесла к протоктистам только относительно просто устроенные эукариотические организмы. Так, к протоктистам были отнесены некоторые представители подцарства животные — *Protozoa*, грибоподобные организмы типа оомикот, слизевиков и все эукариотические водоросли (бурые, диатомовые, зеленые и т.д.). Все эти организмы разнообразны в морфологическом и генетическом отношении, но в общих чертах их

объединяет одно: все протоктисты — эукариоты, причем чаще это — обитатели вод. Известны одноклеточные, колониальные и многоклеточные протоктисты, но у всех форм органы вегетативного тела отсутствуют. В ходе онтогенеза у всех представителей отсутствуют зародышевые стадии. Большинство обладает ундулиподиями на определенных стадиях развития. Гетеротрофное питание происходит путем заглатывания и всасывания. Автотрофное питание осуществляется с помощью своеобразных пластид. Размножение вегетативное, бесполое и половое.

ГРИБОПОДОБНЫЕ ПРОТОКТИСТЫ

Грибоподобные протоктисты по способу питания гетеротрофы. Их репродуктивные клетки подвижны и снабжены одним или двумя ундулиподиями (в отличие от грибов, у которых ундулиподии отсутствуют), реже подвижны сами амебоидные организмы. В связи с тем что на каком-то отрезке жизни они образуют клеточную стенку, большинство из них в прошлом относили к грибам.

Все представители рассматриваются в ранге отделов, что примерно соответствует типу в зоологической номенклатуре.

ОТДЕЛ ООМИКОТЫ — ООМУСОТА

Оомикоты — водные грибы, обитают на растительных остатках, трупах насекомых, или паразиты беспозвоночных, рыб, амфибий. Наиболее высокоорганизованные — облигатные паразиты наземных растений. Это могут быть примитивные одноклеточные грибы и грибы с хорошо развитым неклеточным мицелием. Имеют двужгутиковые зооспоры. Клеточные стенки состоят из целлюлозы и пектинов, хитин отсутствует.

Очень важное практическое значение имеет род фитофтора (*Phytophthora*), насчитывающий около 70 видов, имеющий облигатных и факультативных паразитов. К факультативным паразитам принадлежат виды, поражающие яблоню, цитрусовые, эвкалипты и картофельный гриб (*Ph. infestans*). Этот паразит поражает ботву и клубни картофеля, листья и плоды томатов и других пасленовых. В клетки листа внедряются гаустории, и мицелий проходит по межклетникам. На листьях появляются бурые пятна и пораженные участки быстро отмирают. На нижней стороне листа образуются спорангиеносцы с лимоновидными зооспорангиями. В воде из зооспорангия выходят двужгутиковые зооспоры, которые после периода подвижности развиваются в гифы, проникающие в лист или клубень. Зооспоры с водой могут заражать и молодые клубни. Гриб может жить как сапрофит на растительных

остатках, а при благоприятных условиях перейти к паразитизму. Оогамное половое размножение встречается достаточно редко. Потери урожая от фитофторы значительны. К мерам борьбы с облигатными и факультативными паразитами относят соблюдение агротехники и тщательную дезинфекцию хранилищ.

ОТДЕЛ ХИТРИДИОМИКОТЫ — CHYTRIDIOMYCOTA

Отдел насчитывает около 500 видов грибов, тесно связанных с водой. Вегетативное тело представлено голой плазменной массой или зачаточным мицелием. В основном являются паразитами водорослей, водных высших растений, грибов и беспозвоночных животных. Многие представители вызывают различные болезни сельскохозяйственных растений.

Наиболее значимым для человека из 200 представителей рода синхитрий является *Synchytrium endobioticum* — возбудитель рака картофеля. Тело паразита представлено плазмодием. Бесполое размножение происходит при помощи зооспор, половой процесс изогамный. Из зиготы образуется циста, сохраняющая жизнеспособность в течение многих лет. На пораженных этим грибом клубнях картофеля образуются бугристые опухоли, напоминающие губку, которые разрастаются, чернеют и разрушаются. Это может повторяться несколько раз в течение года. К осени в клубнях образуются цисты. Потери урожая составляют 40—60 %. Основные меры борьбы — это выведение устойчивых к грибу сортов и обеззараживание почвы.

ПРОТОКТИСТЫ ВОДОРОСЛИ

Тело водорослей не расчленено на органы, а представлено слоевищем — *талломом*. Слоевище может быть одноклеточным, колониальным или многоклеточным. Водоросли — древние представители органического мира, возникшие в протерозое и имеющие возраст 800—900 млн лет. Считается, что все отделы водорослей ведут свое происхождение от различных групп одноклеточных организмов, т.е. не имеют родственных связей друг с другом. Их отделы различаются набором пигментов, строением пластид, продуктами фотосинтеза, накапливающимися в клетке, числом и строением ундулиподиев, а также особенностями строения митохондрий. Большинство водорослей живет в пресноводных водоемах и морях и делится на две большие экологические группы: *планктонные* и *бентосные*. Водоросли, входящие в планктон, составляют его фототрофную часть, так называемый *фитопланктон*. Фитопланктон производит основную массу органических веществ.

за счет которых через цепи питания существует весь остальной живой мир воды. К бентосным водорослям относят макроорганизмы, прикрепленные к донному субстрату. Они служат в основном кормом для рыб и млекопитающих. Однако существуют многочисленные экологические группы водорослей: наземные (на камнях, скалах), почвенные, водоросли снега, льда и т.п. К микроскопическим водорослям льда и снега относится одноклеточная водоросль *хламидомонада снежная* (*Chlamydomonas nivalis*), вызывающая покраснение снега («красный снег»).

Клеточная организация водорослей. Клеточная стенка водорослей состоит из целлюлозы, гемицеллюлозы и пектиновых веществ. У некоторых представителей в состав клеточной стенки входят такие вещества, как кремний, карбонат кальция, альговая кислота и др. У большинства водорослей цитоплазма расположена тонким постенным слоем, окружающим крупную вакуоль. Кроме характерных для всех растений органоидов (ЭПС, рибосомы, аппарат Гольджи, пластиды, митохондрии и ядро) у многих присутствуют центриоли. Пластиды чрезвычайно разнообразны по форме и составу пигментов. Многие из них имеют небольшие включения — *пиреноиды*, на которых откладываются крахмальные зерна. Как правило, пластиды водорослей называют *хроматофорами*.

Размножение. Для водорослей характерно вегетативное, бесполое и половое размножение.

Пример *вегетативного* размножения — фрагментация, т.е. разрыв на отдельные участки таллома. *Бесполое* размножение осуществляется с помощью подвижных спор, снабженных ундулиподиями, — *зооспоры*, или с помощью *апланоспор* — неподвижных клеток, лишенных ундулиподиев. При *половом* размножении происходит слияние, или копуляция, двух половых клеток — гамет, образующихся в специальных материнских клетках — гаметангиях. У водорослей встречаются *хологамия*, *гетерогамия*, *изогамия* и *оогамия*. У некоторых зеленых водорослей наблюдается половой процесс — *конъюгация*, при которой сливается содержимое двух недифференцированных вегетативных клеток, выполняющих функции гамет.

У водорослей впервые в цикле развития возникло чередование полового (гаплоидного) и бесполого (диплоидного) поколений.

ОТДЕЛ ЭВГЛЕНОВЫЕ — EUGLENOPHYCOTA

Среди примерно тысячи представителей водорослей эвгленовые водоросли — одноклеточные микроскопические организмы (рис. 4.5). Эвгленовые водоросли миксотрофы, так как для них характерно автотрофное питание, а для некоторых видов — голо-

Рис. 4.5. Эвглена зеленая.

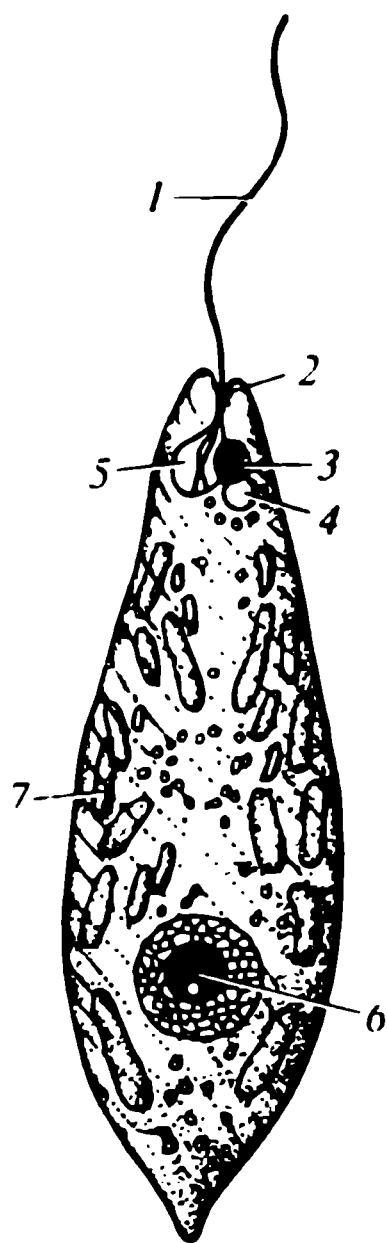
1, 2 — жгутик; 3 — стигма (светочувствительное пятнышко); 4 — выделительная (сократительная) вакуоль; 5 — резервуар сократительной вакуоли; 6 — ядро; 7 — хлоропласты

зойное питание, путем заглатывания пищи с помощью ротового аппарата.

Эвгленовые обитают в пресных водоемах, богатых органикой. У них имеются плотная эластичная оболочка — пелликула и два ундулиподия. Один из них, длинный, участвует в движении, обычно направлен вперед, короткий ундулиподий в движении не участвует. Пелликула достаточно гибкая, что позволяет клетке принимать разную форму. Это происходит за счет сокращения крошечных фибрилл в цитоплазме, называемых *мионемами*: сокращение влечет за собой скольжение полосок пелликулы, и форма клетки изменяется. Это явление называют *эвгленоидным движением*.

Клетка водоросли имеет одно ядро, пиреноиды, пластиды разной формы (зернистой, лентовидной, блюдцевидной). Пластиды содержат пигменты: хлорофиллы *a* и *b*, β -каротин, ксантофиллы и окружены прилегающей к ним мембраной ЭПС. Основной продукт ассимиляции — парамилон, полимер глюкозы, близкий по составу к ламинарину. У некоторых эвгленовых имеется фоточувствительный красный глазок — *стигма*, содержащий β -каротин.

Бесполое размножение происходит за счет продольного деления надвое. Половое размножение не выявлено.



ОТДЕЛ КРАСНЫЕ ВОДОРОСЛИ (БАГРЯНКИ) — RHODOPHYCOTA (RHODOPHYTA)

Красные водоросли — древняя группа многоклеточных организмов, выделяемых в особое подцарство во многих учебниках. Древнейшие багрянки были обнаружены в кембрии и имеют примерный возраст 550 млн лет. Описано около 41 000 видов, относящихся к 650 родам.

Таллом (вегетативное тело водоросли) у багрянок имеет вид разветвленных многоклеточных нитей ярко-красного цвета, прикрепленных к субстрату с помощью ризоидов (рис. 4.6). Нередко нити склеены слизистым веществом, поэтому скользкие на ощупь.

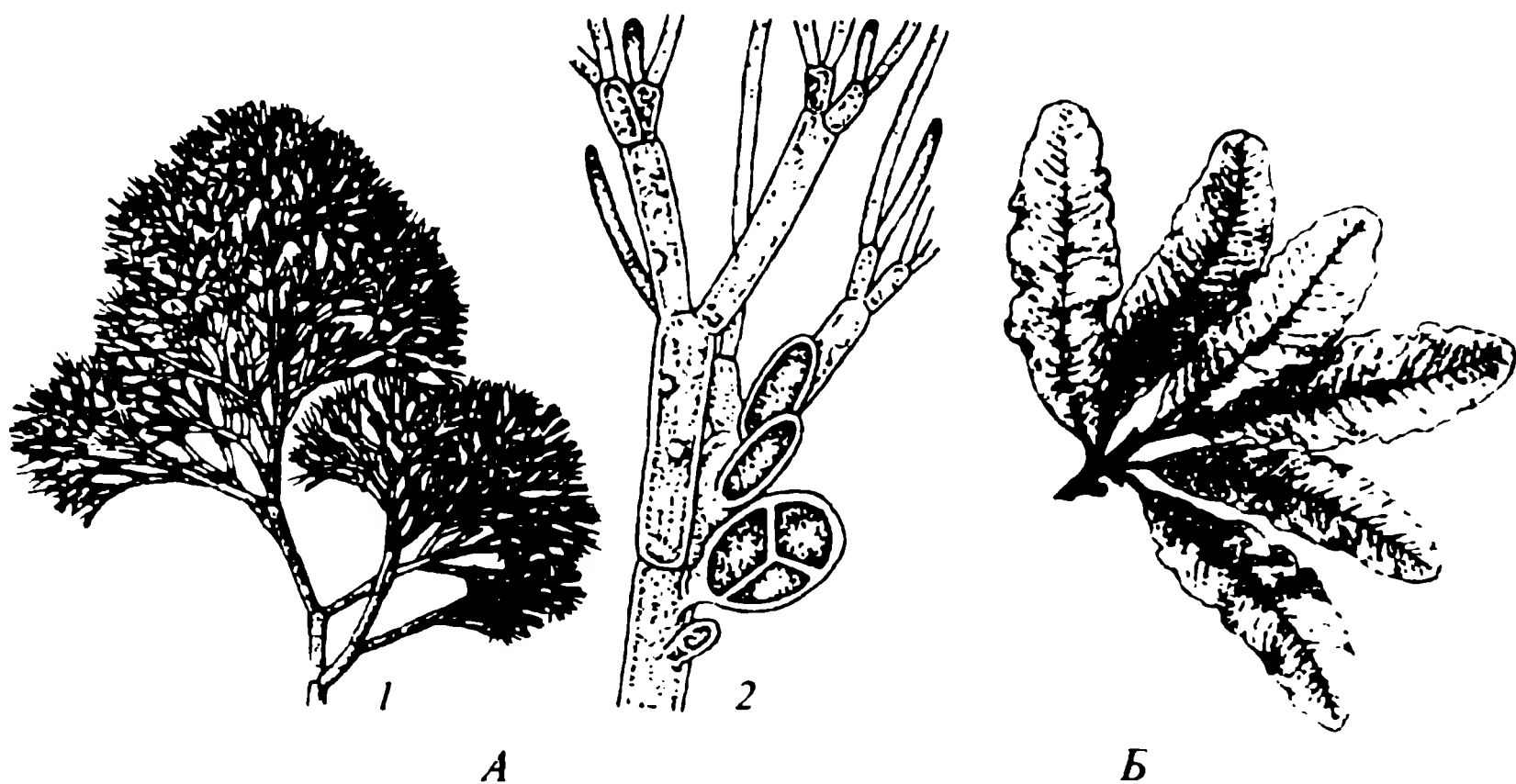


Рис. 4.6. Багрянки:

А — каллитамнион: 1 — внешний вид; 2 — тетраспорангии; Б — делоосприя

В состав слизи входят сульфатированные полимеры галактозы, например агар. Клеточная стенка двухслойная. Наружный слой состоит из пектиновых соединений, внутренний слой — из гемицеллюлоз, которые могут сильно набухать и образовывать слизистую массу. Пектиновые вещества способны растворяться в кипящей воде, образуя коллоидный раствор.

В зернистых хроматофорах красных водорослей содержатся пигменты: хлорофилл *a* и *d*, каротиноиды и фикобиллины (красные фикоэритрины и синие фикоцианины, дающие различную окраску в зависимости от преобладания тех или иных пигментов).

Продуктом ассимиляции является «багрянковый крахмал», откладывающийся вне связи с хлоропластами. Этот полисахарид более близок к амилопектину и гликогену, чем к крахмалу.

Размножение может быть вегетативным (частями таллома), бесполом (с помощью неподвижных тетраспор) и половым (оогамия с чередованием ядерных фаз). Женский половой орган *карпогон* состоит из расширенной части — брюшка с яйцеклеткой и выроста — *трихогины*. Мужские органы — антеридии содержат мелкие, голые, лишенные ундулиподиев спермации. С током воды спермации пассивно движутся и прилипают к трихогине. После оплодотворения яйцеклетки образуется зигота, а карпогон отделяется перегородкой от трихогины. Из зиготы формируются диплоидные карпоспоры, а из них — диплоидный таллом. На талломе в результате мейоза образуются гаплоидные тетраспоры. Тетраспоры прорастают в гаплоидный таллом, на котором вновь образуются половые органы красных водорослей.

Среди багрянок представляют ценность для человека виды родов родимения (*Rodimenia*) и порфира (*Porphyra*). Некоторые баг-

рянки из рода анфельция служат сырьем для получения агар-агара, основой которого являются фикоколлоиды, используемые микробиологами для приготовления сред при культивировании микроорганизмов, а также в пищевой промышленности.

ОТДЕЛ ДИАТОМОВЫЕ ВОДОРΟΣЛИ, ИЛИ ДИАТОМЕИ — DIATOMORHYSOTA

Диатомовые водоросли — группа одноклеточных микроскопических организмов, резко отличающаяся морфологически от остальных водорослей (рис. 4.7); известны еще с нижнего мела. Описано примерно 10 тыс. современных видов, широко распространенных в океанах, морях, пресноводных водоемах и даже в почве.

Общая характеристика. Диатомовые водоросли живут одиночно или объединены в колонии, различного типа цепочки, ленты, звездочки, нити, «кустики». Диатомовые водоросли являются наиболее важными продуцентами органического вещества, давая около четверти всей органики, создаваемой морскими организмами. Они

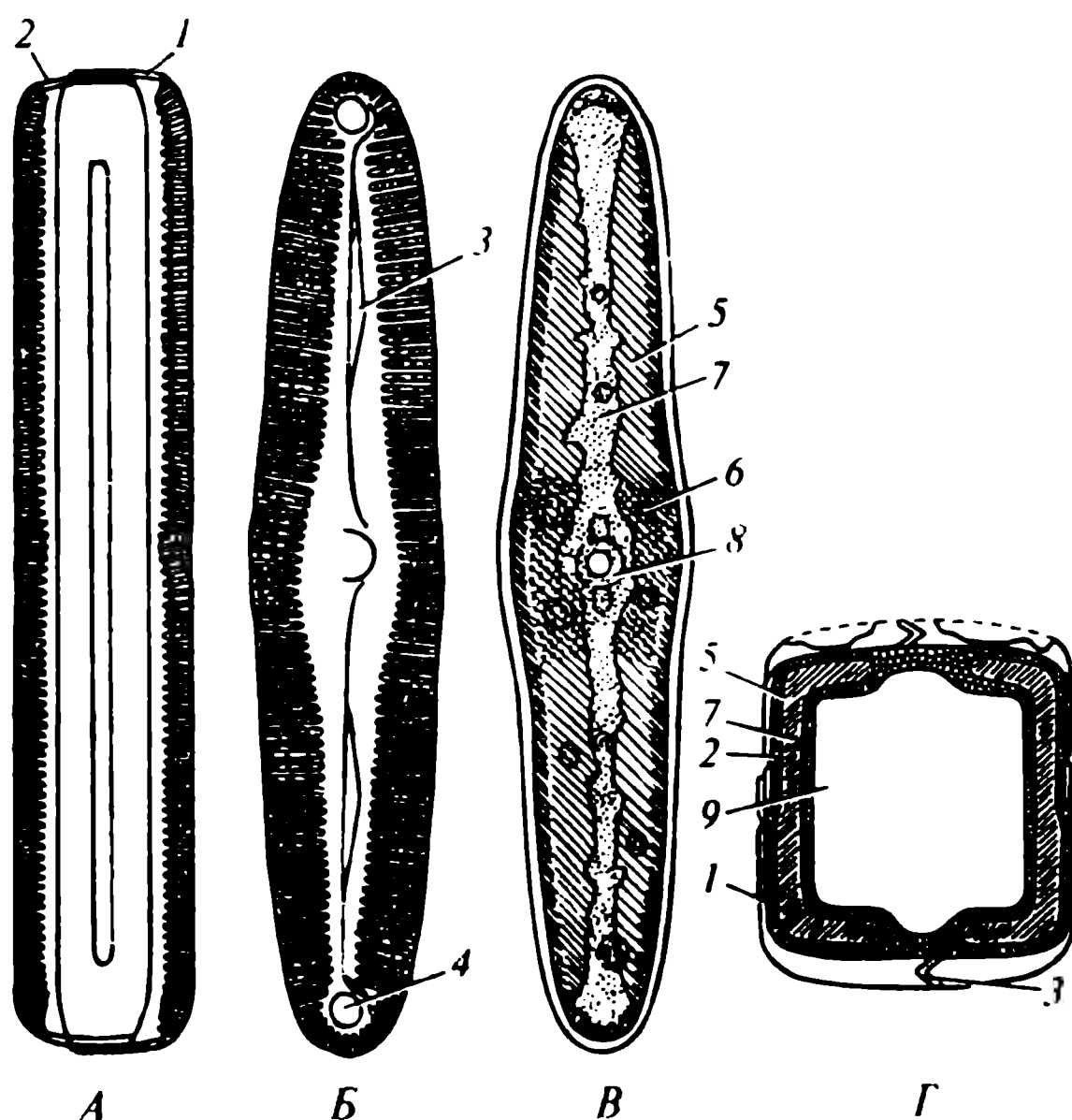


Рис. 4.7. Диатомовая водоросль пиннулярия:

A — вид со стороны пояска; *Б* — вид со стороны шва; *В* — продольный разрез; *Г* — поперечный разрез; 1 — эпитека; 2 — гипотека; 3 — шов; 4 — узелок; 5 — хроматофор; 6 — пиреноиды; 7 — цитоплазма; 8 — ядро; 9 — вакуоль

обильны и в планктоне, и в бентосе. Почти все диатомы автотрофы, но в темноте могут питаться гетеротрофно, за счет органических веществ окружающей среды. Главные запасные продукты — жирное масло, находящееся в цитоплазме в виде капель, а также полисахариды — хризоламинарин и полифосфатное соединение волютин.

Цитоплазма постенная, центральную часть клетки обычно занимает обширная вакуоль. Ядро крупное. Пластиды могут быть либо мелкие, в форме зерен, лишенные пиреноидов, либо крупные — в форме пластинок, снабженных одним или несколькими пиреноидами. Пигменты диатомей — хлорофиллы *a* и *c*, β - и ϵ -каротины, бурые ксантофиллы — фукоксантин, диатоксантин и др. Красно-оранжевые пигменты маскируют хлорофилл и в зависимости от преобладания одних над другими придают водорослям варьирующую от желтого до бурого цвета окраску. Ундулиподии отсутствуют.

Клетки диатомей снаружи окружены твердой кремнеземной оболочкой, называемой *панцирем* или *фрустулой*. Панцирь диатомей изнутри и снаружи покрыт тонким слоем, состоящим главным образом из пектиновых веществ, и состоит из двух разного размера створок. Большая по размерам половинка панциря — крышечка (*эпитека*) — «надета» на меньшую (*гипотеку*).

Размножение. Размножение вегетативное, за счет деления клеток по створкам надвое, и половое. При *вегетативном* размножении достраивающаяся после деления половина всегда меньшего размера и становится во всех случаях гипотекой. *Половой* процесс изогамный или реже оогамный. Все диатомеи — диплоидные организмы, гаплоидны только гаметы.

Питательная ценность планктонных диатомей не уступает ценности пищевых растений, так как, отмирая, диатомеи дают массу растворимых органических веществ, идущих на питание бактериям и простейшим.

ОТДЕЛ БУРЫЕ ВОДОРОСЛИ — FUCOPHYCOTA (PHAEOPHYTA)

Бурые водоросли (около 1500 видов) — многоклеточные организмы, обитающие во всех морях. Это самые крупные из известных водорослей. В хозяйственном отношении наиболее важен род ламинария (*Laminaria*). *Ламинария сахарная* — представитель Северных морей и Дальнего Востока. Особи достигают в длину от 10 до 60 м.

Общая характеристика. Все тело ламинарии разделено на части: *листовая пластинка*, *стволик* и *ризоиды* (рис. 4.8). Листовая пластинка каждый год обновляется, а стволик и ризоиды зимуют.

Клетки содержат одно ядро, несколько вакуолей и имеют сильно ослизняющиеся стенки. Хроматофоры округлые, в виде зерен, содержащие пигменты: хлорофилл, каротин, ксантофилл и фукоксантин. Избыток фукоксантина придает водоросли бурую окраску. Запасной полисахарид *ламинарин* откладывается вне хлоропласта — в цитоплазме.

Размножение. *Вегетативное* размножение осуществляется частями таллома; *бесполое* размножение — зооспорами.

Половое размножение — *оогамия* — происходит с чередованием диплоидной и гаплоидной ядерных фаз. Взрослое растение ламинарии является спорофитом (бесполая фаза). В зооспорангиях, находящихся на листовой пластине, в результате мейоза образуются подвижные зооспоры. Подвижность им придают два неравных боковых жгутика. Зооспоры попадают в почву и прорастают в заростки (*гаметофиты*) — микроскопические образования, формирующие гаметы. На одних гаплоидных заростках образуется *оогоний* с яйцеклеткой (женские половые органы), на других — *антеридий* со сперматозоидами (мужские половые органы). Вышедшая из оогония яйцеклетка оплодотворяется сперматозоидом с образованием диплоидной зиготы, которая сразу же, без периода покоя, прорастает во взрослую особь (рис. 4.9).

В Северных морях широко распространен род фукус (*Fucus*). Представители этого рода в основном обитают в береговой зоне и имеют дихотомически разветвленное слоевище темно-бурого цвета, достигающее 1 метра в длину.



Рис. 4.8. Бурые водоросли:

А — ламинария сахарная (*Laminaria saccharina*), Б — ламинария северная (*L. hyperborea*)

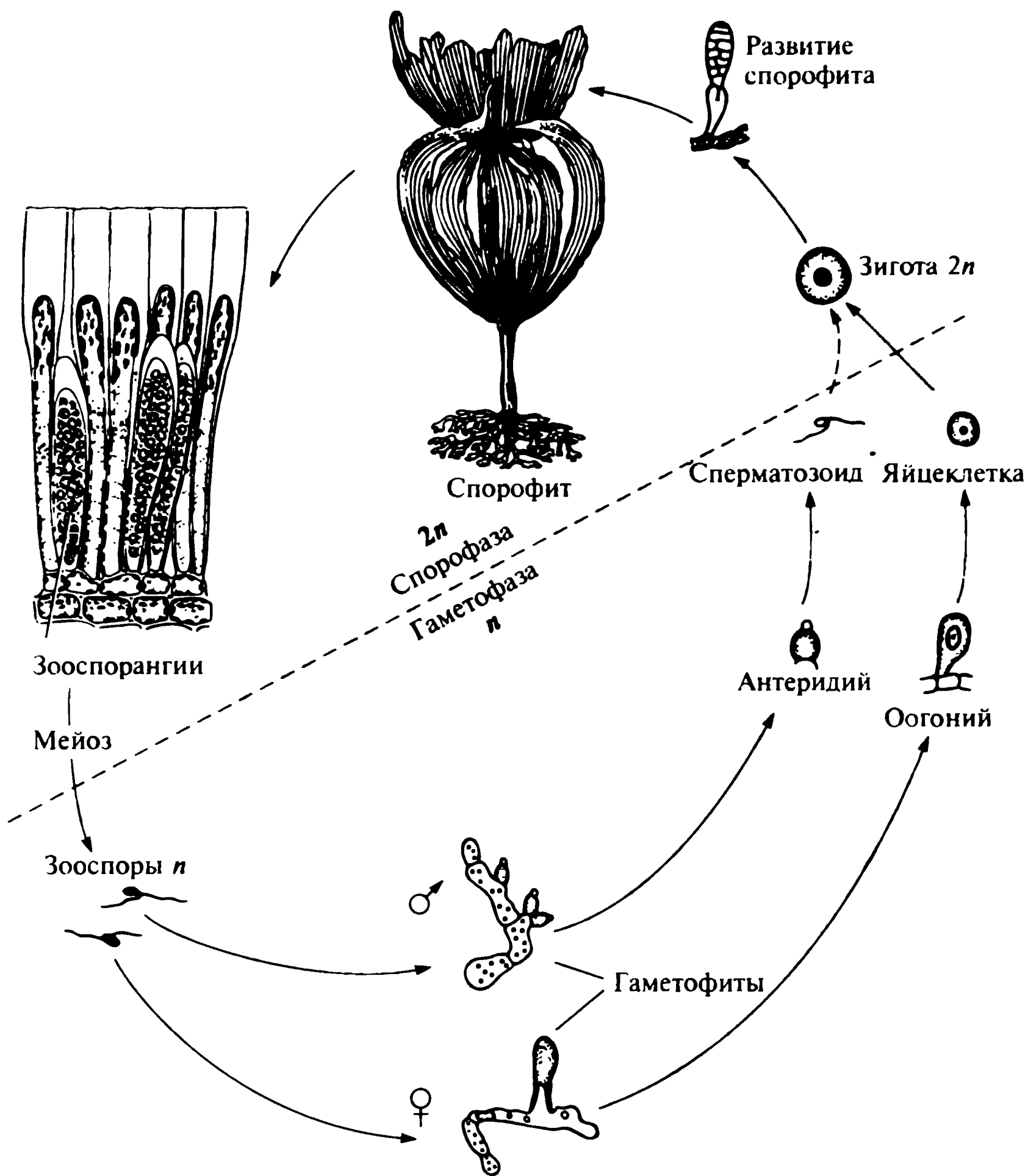


Рис. 4.9. Чередование поколений и смена ядерных фаз у бурой водоросли ламинарии

Бурые водоросли находят различное применение в хозяйственной деятельности человека. Так, из них получают агар, альгинаты — вещества, широко используемые при приготовлении консервов, красящих и клеящих веществ, а также кровезаменитель и манит. Бурые водоросли употребляют как добавку к кормам сельскохозяйственных животных; они служат также сырьем для получения йода и брома.

ОТДЕЛ ЗЕЛЕННЫЕ ВОДОРОСЛИ — CHLOROPHYCOTA (CHLOROPHYTA)

Отдел зеленые водоросли — самый обширный отдел среди всех водорослей, насчитывающий свыше 13 тыс. видов. Он включает несколько классов, наиболее распространенными из них являются *равножгутиковые*, *сцеплянки* и *харовые*. Зеленые водоросли разнообразны по внешнему виду: одноклеточные, колониальные, многоклеточные, нитчатые и т.д. Представители отдела большей частью обитают в пресных водоемах, имеют зеленую окраску из-за преобладания хлорофилла над другими пигментами.

Класс равножгутиковые. Порядок вольвоксовые. Род хламидомонада — *Chlamydomonas*

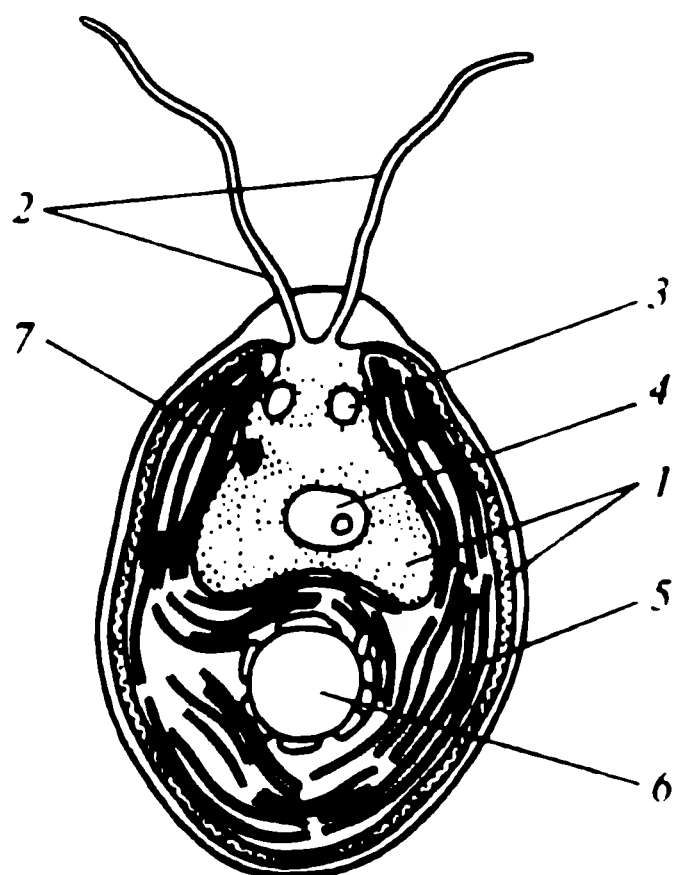
Род хламидомонада включает около 320 видов одноклеточных организмов, обитающих в пресных водоемах, лужах, канавах.

Общая характеристика. Одноклеточная хламидомонада (рис. 4.10) совсем не похожа на растение, так как она активно движется и имеет пульсирующие вакуоли. Органеллы хламидомонады типичны для эукариот: аппарат Гольджи, митохондрии, рибосомы, хроматофоры и мелкие вакуоли. В хроматофорах многих водорослей выявлена особая структура — *пиреноид*. Это белковое образование участвует в запасании углеводов, например крахмала. Красный глазок (стигма) воспринимает изменения в интенсивности освещения, и клетка либо перемещается туда, где интенсивность света оптимальна для фотосинтеза, либо остается на месте, если освещенность достаточна. Такая ответная реакция называется *фототаксисом*.

Размножение. Взрослая особь хламидомонады гаплоидна; ей свойственны два типа размножения — бесполое и половое.

Рис. 4.10. Строение зеленой водоросли
(на примере хламидомонады —
Chlamydomonas sp.):

1 — цитоплазма; 2 — ундулиподии, 3 — пульсирующие вакуоли; 4 — ядро; 5 — хроматофор; 6 — пиреноид; 7 — стигма «красный глазок»



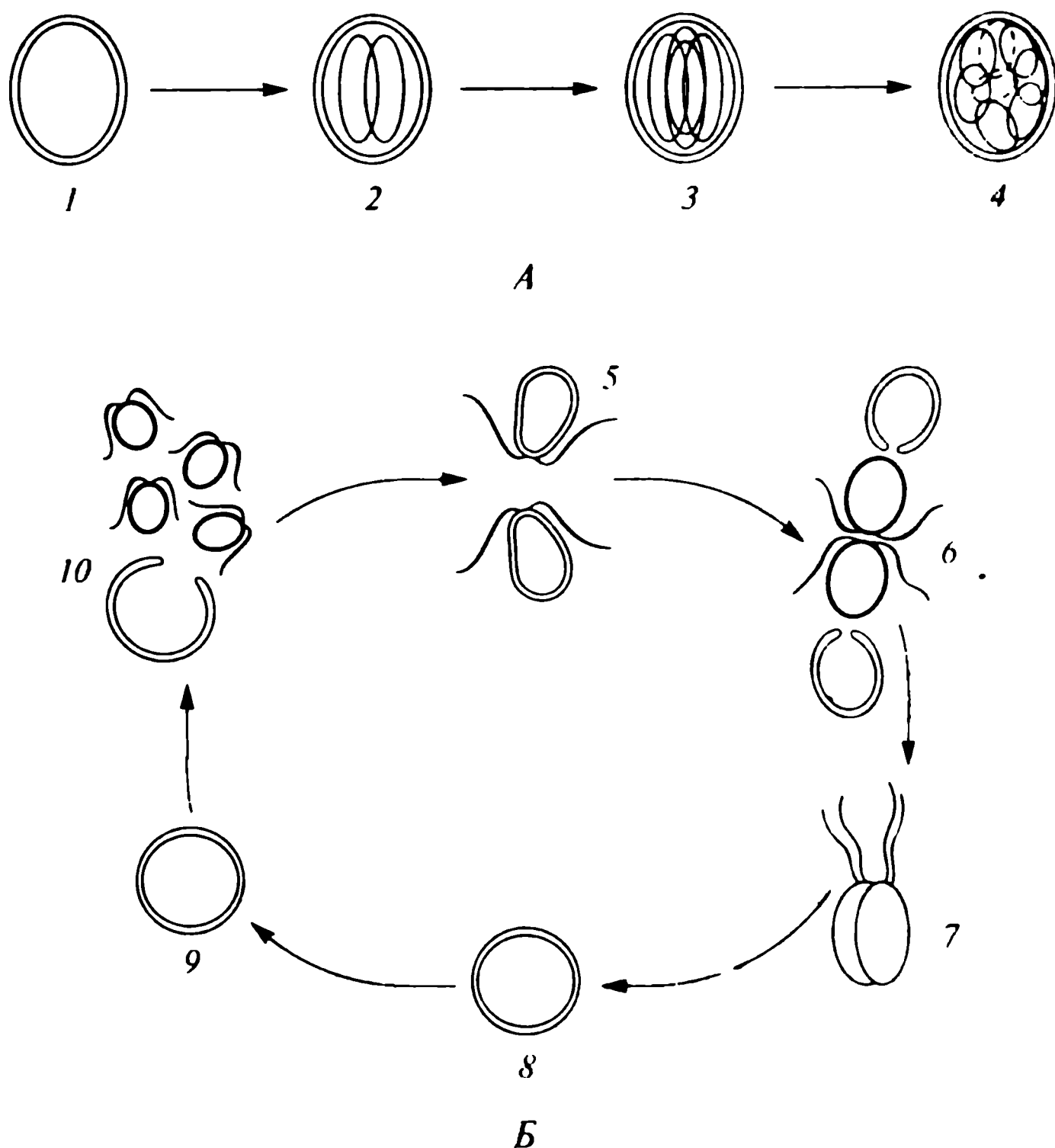


Рис. 4.11. Размножение хламидомонады:

А — бесполое размножение: 1 — родительская клетка; 2 — первое деление → два протопласта; 3 — второе деление → четыре протопласта; 4 — третье деление → восемь протопластов; *Б* — половое размножение: 5 — сближение родительских гетероталлических «+» и «-» клеток; 6 — сбрасывание клеточных оболочек и взаимодействие родительских клеток как гамет; 7 — изогамия с образованием зиготы с четырьмя жгутиками; 8 — зигота теряет жгутики; 9 — мейоз зиготы; 10 — образование дочерних клеток (n) в результате мейоза

Бесполое размножение осуществляется с помощью зооспор (рис. 4.11, А). Родительская клетка теряет жгутики, стенки ее ослизняются (обычно это происходит при подсыхании водоема), и протопласт делится на два дочерних протопласта. В это время происходит митотическое деление ядра; кроме того, делится и хроматофор. У дочерних протопластов образуются новые клеточные стенки, новые глазки, новые жгутики. В образовании жгутиков участвуют базальные тельца. Клеточная стенка родительской клетки разрушается, и дочерние клетки, которые называются *зооспорами*, выходят наружу. Из каждой зооспоры формируется полноценная взрослая клетка.

Половое размножение: одни виды хламидомонады гомоталличны, другие гетероталличны. При этом разные виды могут быть изогамными, анизогамными или оогамными.

Рассмотрим размножение хламидомонады на примере ее *изогамных видов*. Гаплоидные гетероталличные родительские клетки хламидомонады сближаются, сбрасывают свои оболочки и взаимодействуют в дальнейшем как гаметы. Далее происходит изогамия с образованием диплоидной зиготы с четырьмя жгутиками. Позднее зигота отбрасывает жгутики, образуя прочную клеточную стенку, и накапливает запасные питательные вещества. Далее в зиготе происходит мейоз ядра и высвобождаются четыре протопласта, которые тотчас же образуют по паре жгутиков. Таким образом, формируются новые гаплоидные особи хламидомонады. Цикл развития хламидомонады происходит в гаплоидной фазе, диплоидна только зигота (рис. 4.11, Б).

Класс равножгутиковые. Порядок вольвоксовые.
Род вольвокс — Volvox

Вольвокс — колониальная водоросль шаровидной формы (2—3 мм). Колонии состоят из 500—600 тыс. клеток, расположенных по периферии шара в один слой. Каждая клетка имеет два равных жгутика, обращенных наружу шара, и по своему строению напоминает клетку хламидомонады. Внутренняя полость шара заполнена слизью. Все вегетативные клетки связаны между собой тяжами цитоплазмы и выполняют функции движения и питания (рис. 4.12). Функцию полового размножения выполняют другие спе-

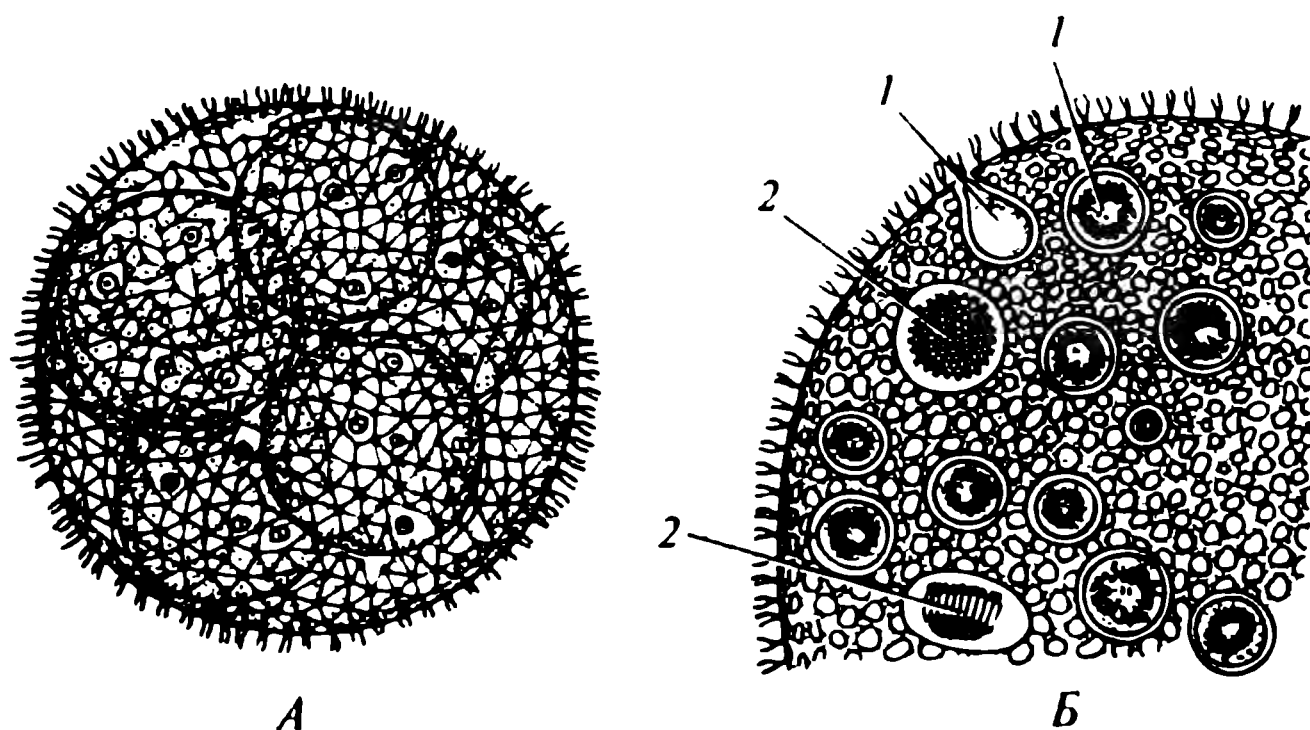


Рис. 4.12. Строение вольвокса:

А — дочерние шары внутри материнского; Б — часть колонии с яйцеклетками (1) и сперматозоидами (2)

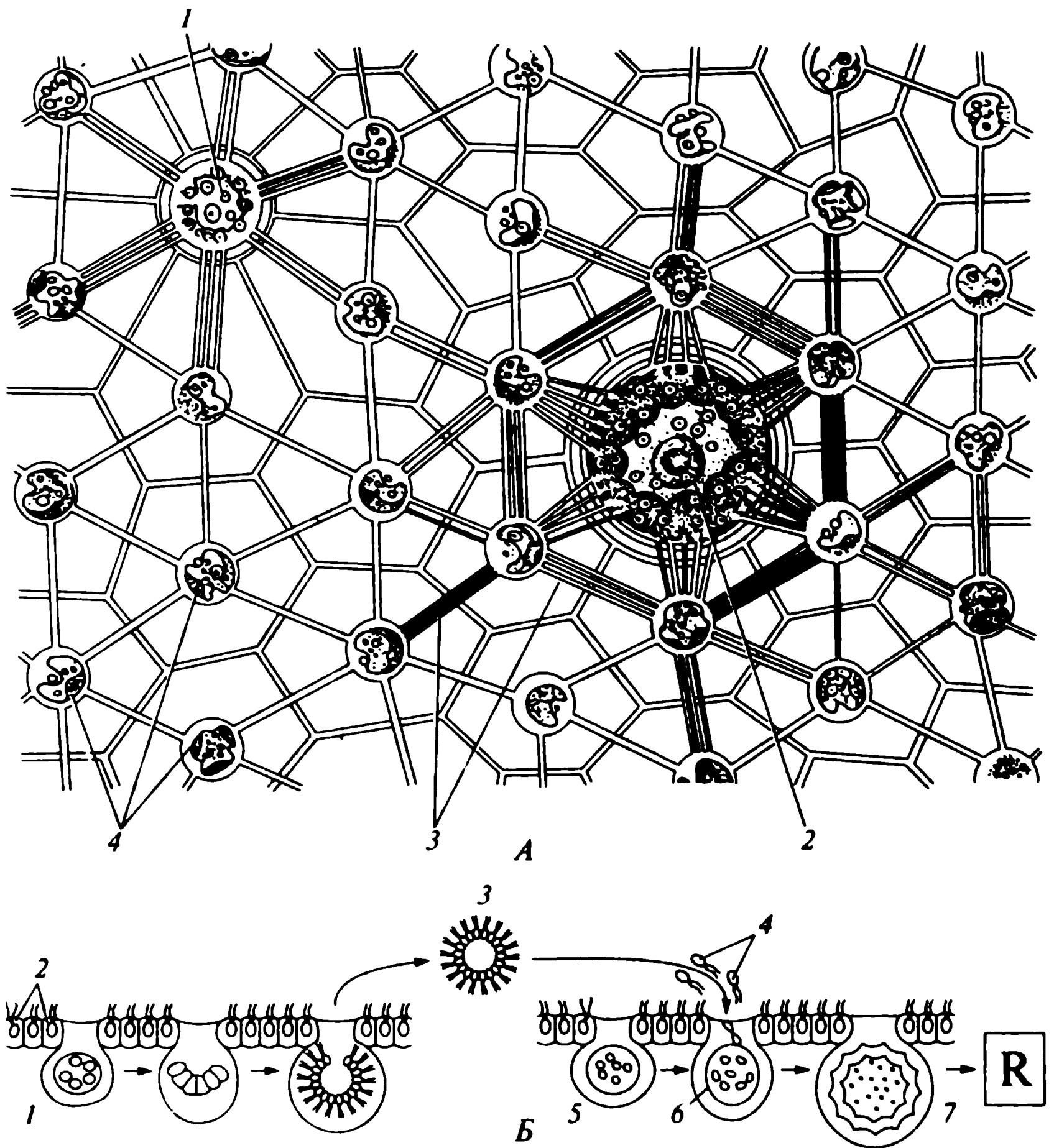


Рис. 4.13. Половое размножение вольвокса:

А — вид колонии с поверхности: 1 — клетка, образующая спермии; 2 — клетка, образующая яйца; 3 — цитоплазматические связи; 4 — соматические клетки; *Б* — образование половых клеток и зиготы: 1 — клетка, образующая спермии; 2 — соматические клетки; 3 — шаровидная структура, образованная спермиями; 4 — спермии; 5 — клетка, образующая яйца; 6 — оплодотворенное яйцо; 7 — диплоидная зигота; R — мейоз

циализированные клетки, отличающиеся более крупными размерами и отсутствием жгутиков.

Размножение. *Вегетативное* размножение осуществляется с помощью дочерних колоний, образующихся в материнских колониях путем последовательных продольных делений их протопла-

стов. Затем дочерние колонии выпадают внутрь материнского шара и освобождаются лишь после его разрушения.

При *половом* размножении часть специализированных клеток преобразуется в оогонии с яйцеклетками. В других специализированных клетках развиваются двужгутиковые сперматозоиды. Сперматозоиды одного материнского шара оплодотворяют яйцеклетки другого с образованием зиготы.

Диплоидная зигота, которая обычно прорастает весной, называется *ооспорой*. При этом сначала происходит мейоз, а затем многократное деление. В результате возникает пластинка гаплоидных клеток, после чего постепенно формируется новое шаровидное тело вольвокса. Основная форма существования простейших в колонии проходит в гаплоидной фазе, диплоидна только зигота (рис. 14.13).

Класс равножгутиковые.

Порядок хлорококковые, или протококковые водоросли.

Род хлорелла — *Chlorella*

Род хлорелла объединяет одноклеточные водоросли, широко распространенные в пресных водоемах и почве. Клетки одеты оболочкой, содержат чашевидный хроматофор, одно ядро. Половой процесс отсутствует. При бесполом размножении материнская клетка делится на 4—10 частей. Образуются неподвижные (без жгутиков) автоспоры; еще в материнской клетке они одеваются собственными оболочками и выходят из нее после разрыва материнской оболочки (рис. 4.14).

Хлорелла характеризуется очень быстрыми темпами размножения. Каждая клетка хлореллы в течение суток может образовать до 10 дочерних клеток. Она способна использовать от 10 до 12 % световой энергии (у наземных растений 1—2 %). Сухое вещество клетки содержит 50 % белков, 22 % жиров, 12 % углеводов, 10 % ми-

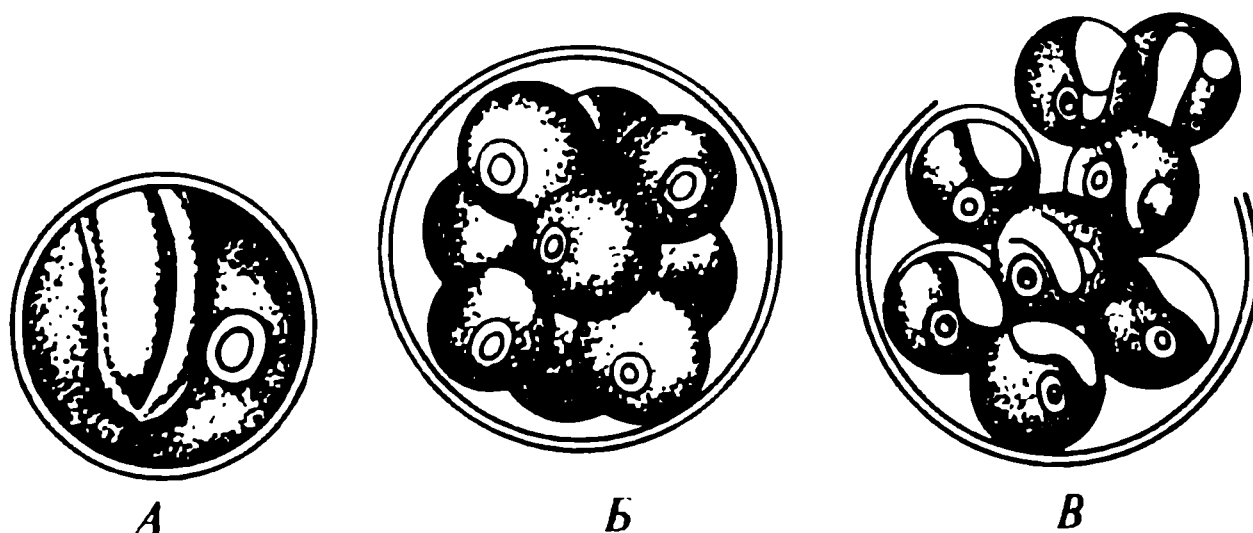


Рис. 4.14. Хлорококковые — хлорелла:

А — вегетативная клетка; Б — образование автоспор; В — выход автоспор наружу

неральных солей, витамины В, К, С (больше, чем в лимонном соке).

Свойство хлореллы быстро накапливать биомассу используется для получения дешевого корма. Водоросль применяется и как источник пищи и кислорода при космических полетах человека.

Класс сеплянки. Род спирогира — *Spirogyra*

У представителей этого класса наблюдается особый половой процесс (конъюгация) (рис. 25 цв. вкл.), образование зооспор отсутствует. Один из представителей класса — многоклеточная нитчатая водоросль спирогира, свободно плавающая на поверхности пресных водоемов. В центре каждой клетки находится ядро, «подвешенное» на тяжах цитоплазмы (рис. 4.15). Имеется спирально закрученный хроматофор с пиреноидами.

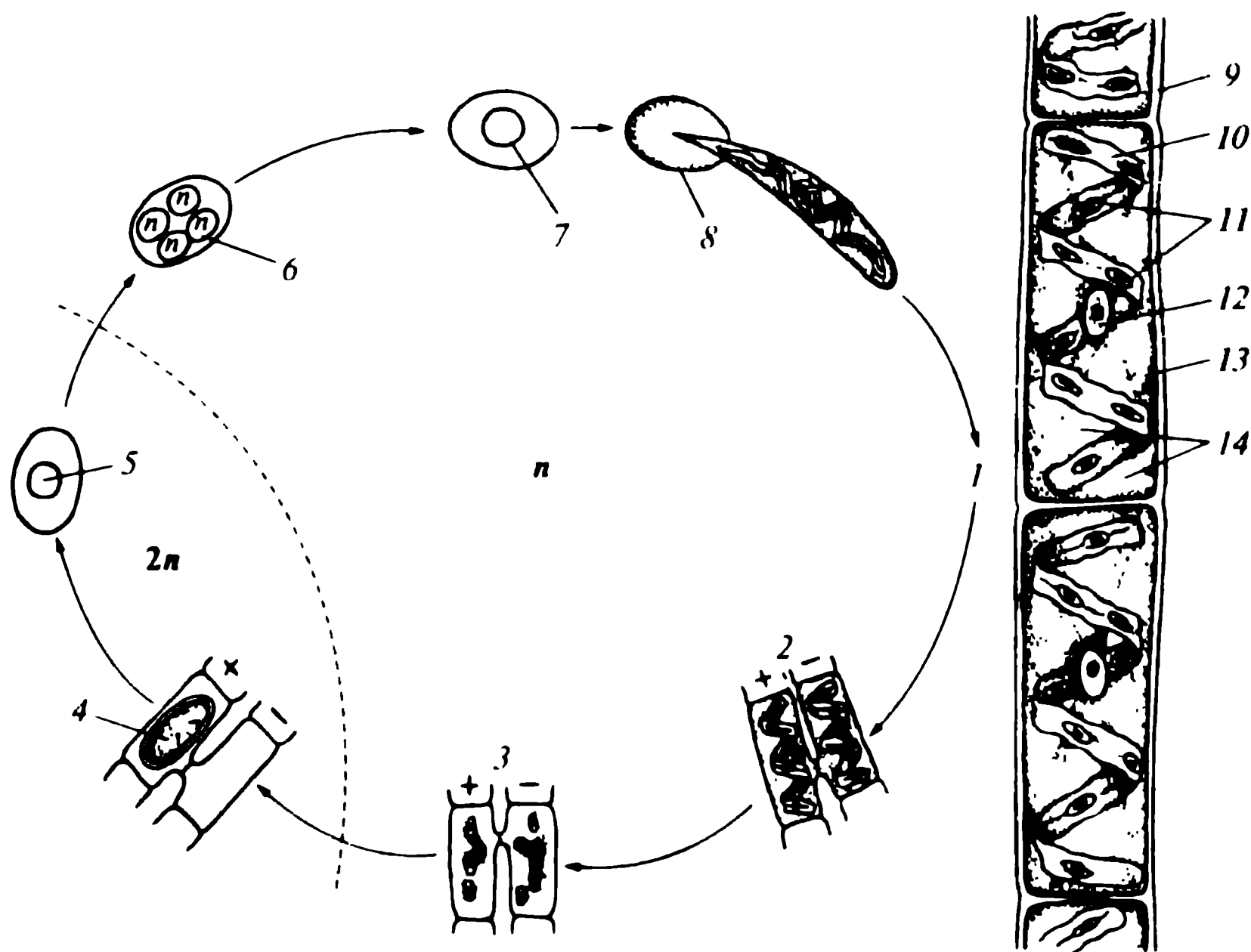


Рис. 4.15. Смена ядерных фаз у зеленой водоросли спирогиры (*Spirogyra* sp.):

1 — часть таллома; 2—4 — последовательные стадии конъюгации; 4, 5 — зигота; 6 — зигота с четырьмя гаплоидными ядрами, возникающими в результате мейоза; 7 — зигота с одним функционирующим гаплоидным ядром (прочие отмерли); 8 — прорастание зиготы; 9 — клеточная стенка; 10 — хроматофор, 11 — пиреноиды; 12 — ядро; 13 — цитоплазма; 14 — вакуоли

Размножение. *Вегетативное* размножение происходит частями таллома, т. е. путем разрыва нитей на отдельные участки или даже отдельные клетки.

При *половом* процессе — *конъюгации* две гетероталлические нити водоросли располагаются параллельно и у супротивных клеток появляются выросты. В месте их соприкосновения оболочки растворяются и образуется *копуляционный канал*. По каналу происходит слияние содержимого двух клеток и образуется зигота. Она округляется, покрывается толстой оболочкой и переходит в состояние покоя. После периода покоя зигота редукционно делится с образованием четырех гаплоидных ядер, три из которых отмирают, а из одноядерной клетки формируется новый организм. Таким образом спорогира проходит свой жизненный цикл в гаплоидной фазе, а диплоидна только зигота.

ЦАРСТВО ГРИБЫ — MYCOTA (FUNGI)

Существует около 100 000 видов грибов, разнообразных по внешнему виду и распространенных во всех географических зонах Земли. Это одно из самых больших царств организмов, появившееся около 450 млн лет назад.

Общая характеристика. Тело гриба представляет собой *мицелий*, состоящий из тонких нитей — *гиф*. Мицелий тесно связан с субстратом, что обусловлено осмотическим поглощением питательных веществ. У *высших* грибов мицелий разделен на отдельные клетки перегородками — септами, это септированный (*клеточный*) мицелий. *Низшие* грибы имеют *неклеточное строение* мицелия, так как его гифы не разделены на перегородки, а представляют собой как бы одну разветвленную клетку со множеством ядер.

Грибы обособлены по своей морфофизиологической организации от остального мира живых существ. Их нельзя отнести ни к растениям, ни к животным. Существуют две теории происхождения грибов: животная и растительная, поскольку клетки грибов имеют признаки как животной, так и растительной клетки (табл. 4. 2).

Теория растительного происхождения грибов предполагает их происхождение от зеленых водорослей, из чего следует, что грибы, прежде всего, явно регрессивная группа растений, утративших хлоропласты.

Теория животного происхождения основывается на том, что грибы изначально являются бесхлорофильными организмами и, следовательно, происходят от простейших гетеротрофных организмов, а не от водорослей. Эта теория предпочтительней, поскольку бесхлорофильные водоросли, относимые к зеленым, в качестве

Таблица 4.2. Особенности строения грибной клетки

Признак растений	Признак животных
Наличие клеточной стенки	Наличие хитина в клеточной стенке
Неподвижность	Отсутствие хлорофилла
	Гетеротрофный способ питания
	Запасное вещество гликоген.
	Продукт обмена — мочевины
	Наличие центриолей
	Митохондрии с пластинчатыми кристами

запасного продукта накапливают крахмал, в то время как у грибов крахмала нет.

Грибы по способу питания *гетеротрофы*. Как и бактериям, им свойственно внеклеточное переваривание, осуществляемое за счет выделения во внешнюю среду ферментов. Всасывание расщепленных питательных веществ происходит осмотически всей поверхностью тела. Клетки мицелия в качестве запасных питательных веществ откладывают углеводы в виде гликогена, жиры в виде капель липидов, а в вакуолях содержатся белки.

Грибы могут быть *паразитами*, *сапрофитами* и *симбионтами*. Среди паразитов выделяют облигатные и факультативные паразиты. *Облигатные* паразиты узко специализированы и имеют небольшой круг хозяев (мучнеросные, ржавчинные и головневые). Циклы развития гриба строго согласованы с продолжительностью жизни хозяина. При этом на гифах гриба образуются присоски-гаустории, которые внедряются в клетку для поглощения из нее пищи. *Факультативные* паразиты лишь временно способны к паразитизму. Они не образуют гаусторий, а с помощью ферментов разрушают ткань растения, поглощают содержимое клеток и вызывают гибель хозяина. В дальнейшем они питаются сапрофитно мертвыми остатками, например картофельный гриб фитофтора, поражающий многие растения семейства пасленовые.

Грибы способны *вступать в симбиоз* с высшими растениями, образуя микоризу (грибокорень). Грибы используют углеводы, синтезируемые растением, и добывают для него (за счет минерализации органических соединений) различные соединения с азотом, фосфором, вырабатывают активаторы роста и витаминоподобные вещества.

Грибы подразделяют на *низшие* и *высшие*. К низшим грибам относится отдел *зигомикоты*, к высшим — *сумчатые*, *базидиальные* и *несовершенные грибы*.

Размножение. Размножаться грибы могут вегетативно, бесполом и половым путем.

Вегетативное размножение может происходить частями мицелия (почти у всех грибов) и почкованием (дрожжи).

Бесполое размножение происходит за счет образования, спорангиоспор и конидий. *Спорангиоспоры* образуются эндогенно — внутри одноклеточных спорангиев, возникающих на гифах — спорангиеносцах. В одном спорангии может быть до 10 000 спор; при созревании они выходят из спорангия и распространяются потоками ветра на значительные расстояния. Попадая в благоприятные условия, спора прорастает в новый мицелий (например, у муко-ра). *Конидии* образуются экзогенно на особых гифах — конидиеносцах. Конидии образуют цепочки, отчленяются и в благоприятной среде прорастают в новый мицелий (например, у пеницил-ла).

Половое размножение у низших грибов происходит:

- при слиянии гамет — *гаметогамия* (изогамия, гетерогамия и оогамия);
- при слиянии двух двух многоядерных специализированных половых органов (гаметангиев) — *зигогамия*.

Половое размножение у высших грибов:

- *гаметангиогамия* (архикарп — женский гаметангий, антеридий — мужской) у сумчатых грибов;
- *соматогамия* — слияние двух гаплоидных клеток вегетативно-го мицелия («+» и «-» физиологически различных гиф), например у высших базидиальных грибов.

Половой процесс всегда завершается образованием диплоидной зиготы, ее мейотическим делением и спороношением.

ОТДЕЛ ЗИГОМИКОТЫ — ZYGOMYCOTA

Почти все представители этого класса ведут наземный образ жизни. Среди них есть как сапрофиты, так и паразиты высших грибов, насекомых, других животных и человека. Мицелий в основном неклеточный, клеточные стенки содержат хитин. Наиболее известен род мукор (головчатая плесень) — *Mucor*.

Мукор широко распространен в природе под названием белой плесени (рис. 4.16, А). По способу питания сапрофит развивается на почве, на пищевых продуктах. Мицелий представляет собой вытянутую разросшуюся гигантскую клетку со множеством ядер (неклеточное строение). Ядра имеют гаплоидный набор хромосом (*n*). На мицелии развиваются многочисленные вертикальные спорангиеносцы с буро-черными спорангиями (рис. 26 цв. вкл.). В результате митоза содержимое спорангия распадается на множество (до 10 тыс.) спор. После созревания оболочка спорангия лопаест-

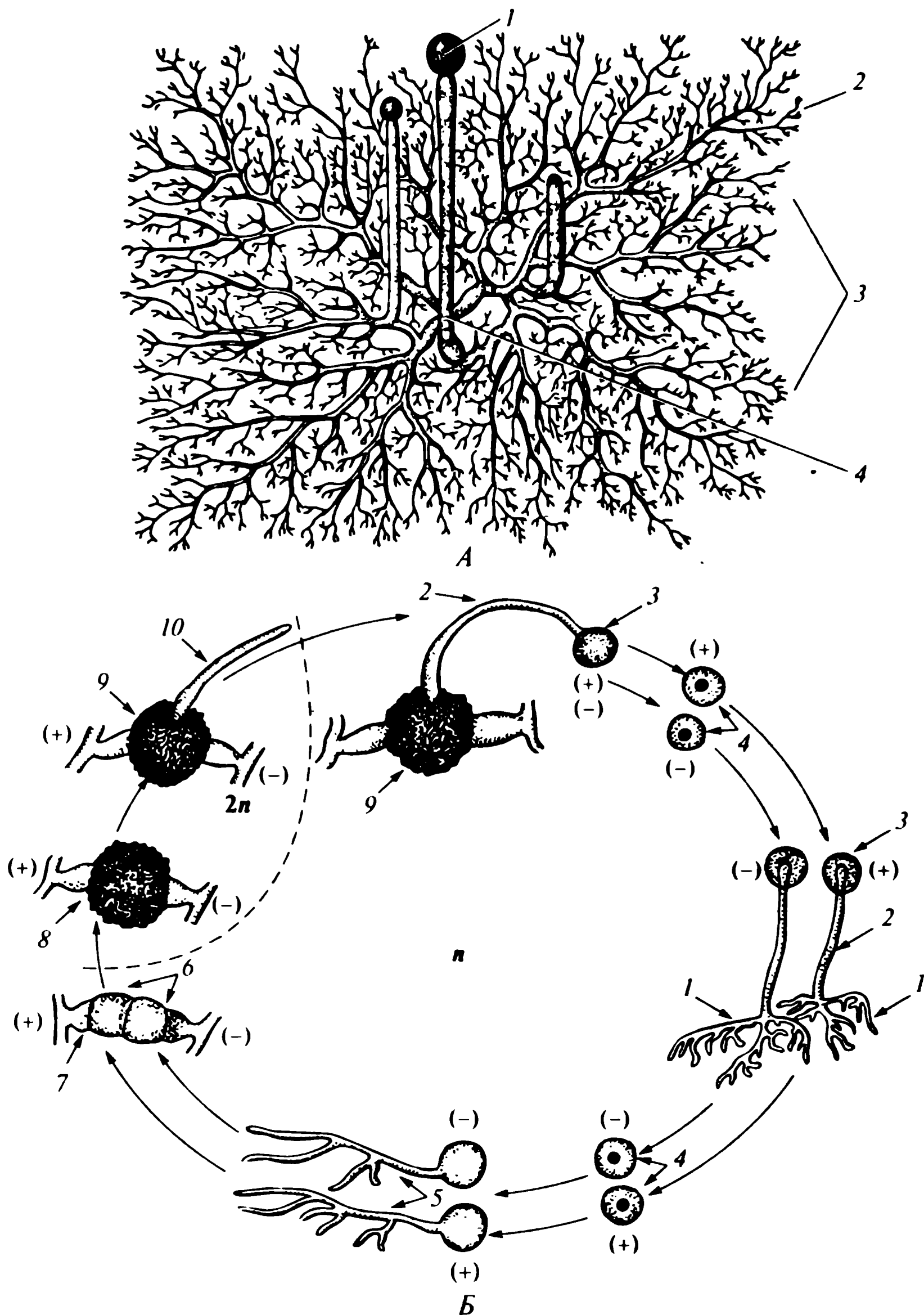


Рис. 4.16. Мукор (*Mucor mucedo*):

А — внешнее строение: 1 — гифа; 2 — мицелий; 3 — спорангиеносец; 4 — спорангий со спорами; Б — жизненный цикл мукора: n — гаплоидная фаза; $2n$ — диплоидная фаза: 1 — два гетероталлических (противоположных по физиологическому знаку) мицелия; 2 — спорангиеносец; 3 — спорангий; 4 — споры; 5 — прорастание спор; 6 — гаметангий; 7 — подвесок; 8 — зигоспора; 9 — прорастающая зигоспора; 10 — прорастающий мицелий

ся, споры рассеиваются, прорастая в новые особи. Размножение может быть **бесполом** (спорами), **вегетативным** (частями мицелия) и редко — **половым** (зигогамия).

При зигогамии (рис. 4.16, Б) физиологически различные гифы — гетероталлические, условно обозначаемые «+» и «-», начинают расти навстречу друг другу. На концах гиф образуются гаметангии, отделяющиеся перегородками от остальной гифы. Далее происходит гаметангиогамия, состоящая в слиянии двух специализированных половых структур (гаметангиев), не дифференцированных на гаметы, и образуется зигота с множеством диплоидных ядер. Зигота покрывается толстой бурой оболочкой. После периода покоя ядра претерпевают мейоз, а зигота прорастает в зародышевый спорангий. В него переходят «+» и «-» гаплоидные ядра, образовавшиеся после мейоза. В спорангии формируются споры, после их созревания спорангий вскрывается, споры рассеиваются и прорастают в новые «+» и «-» мицелии.

Некоторые мукоровые грибы вызывают микозы (мукоромикозы) легких (ложный туберкулез), головного мозга и других органов человека, а также и микозы сельскохозяйственных растений. Многие виды рода обладают высокой ферментативной активностью, что используется при получении «соевого сыра» из семян сои, спирта из клубней картофеля и т.д.

ОТДЕЛ СУМЧАТЫЕ ГРИБЫ, ИЛИ АСКОМИКОТЫ — ASCOMYCOTA

Этот один из наиболее обширных отделов грибов включает более 30 000 видов. К нему относят дрожжи, представленные одиночными почкующимися клетками, и грибы с крупными плодовыми телами, например сморчки и строчки. Аскомикоты широко распространены в природе во всех природных зонах. По способу питания являются сапрофитами. Мицелий сумчатых грибов септированный, т.е. разделен на клетки (с гаплоидным набором хромосом). Характерный признак аскомикот — наличие сумок (аск), образующихся в результате полового процесса. Сумки — замкнутые структуры с определенным количеством аскоспор (споры полового размножения), образующихся в результате мейоза.

У многих аскомикот сумки образуются в плодовых телах — **подкласс плодосумчатые**. Различают три типа плодовых тел: *клеисто-теций, перитеций и апотеций*.

У других представителей сумки лежат открыто на мицелии — **подкласс голосумчатые**.

Большая роль в цикле развития принадлежит и бесполому размножению. Споры бесполого размножения — *конидии* — образу-

ются в результате митоза на мицелии с гаплоидными ядрами (n) или конидиеносцах различного строения.

Подкласс голосумчатые — *Hemiascomycetidae*

Наиболее распространенным и имеющим практическое значение является род *Saccharomyces* (дрожжи). Дрожжи представлены единичными овальными клетками (рис. 4.17). Для дрожжей характерно вегетативное размножение, осуществляющееся почкованием. Для этого им необходимы питательная среда, содержащая сахар, и определенная температура. При неблагоприятных условиях происходит *половой процесс*: при слиянии двух гаплоидных дочерних клеток (хологамия) образуется зигота, превращающаяся в сумку. В результате мейоза в сумке образуются четыре споры (аскоспоры), прорастающие в новые дрожжевые клетки.

Пекарские дрожжи (*Saccharomyces cerevisiae*) объединяют многие выведенные в культуре дрожжи: спиртовые, пивные, винные, хлебопекарные. Все они разлагают сахар на этиловый спирт и CO_2 . Так, например, при добавлении в тесто дрожжи начинают разлагать имеющуюся там глюкозу, образующуюся из крахмала. При этом выделяется CO_2 , обеспечивающий тесту пористость и увеличение объема. При выпечке этанол и CO_2 улетучиваются.

Дрожжи являются ценным пищевым и кормовым продуктом. Они содержат до 50 % белка, а также жиры и углеводы. Синтезируют в больших количествах витамины, особенно B_2 . Их используют при лечении малокровия, а также как источник белка при добавлении в кормовые продукты в животноводстве и птицеводстве.

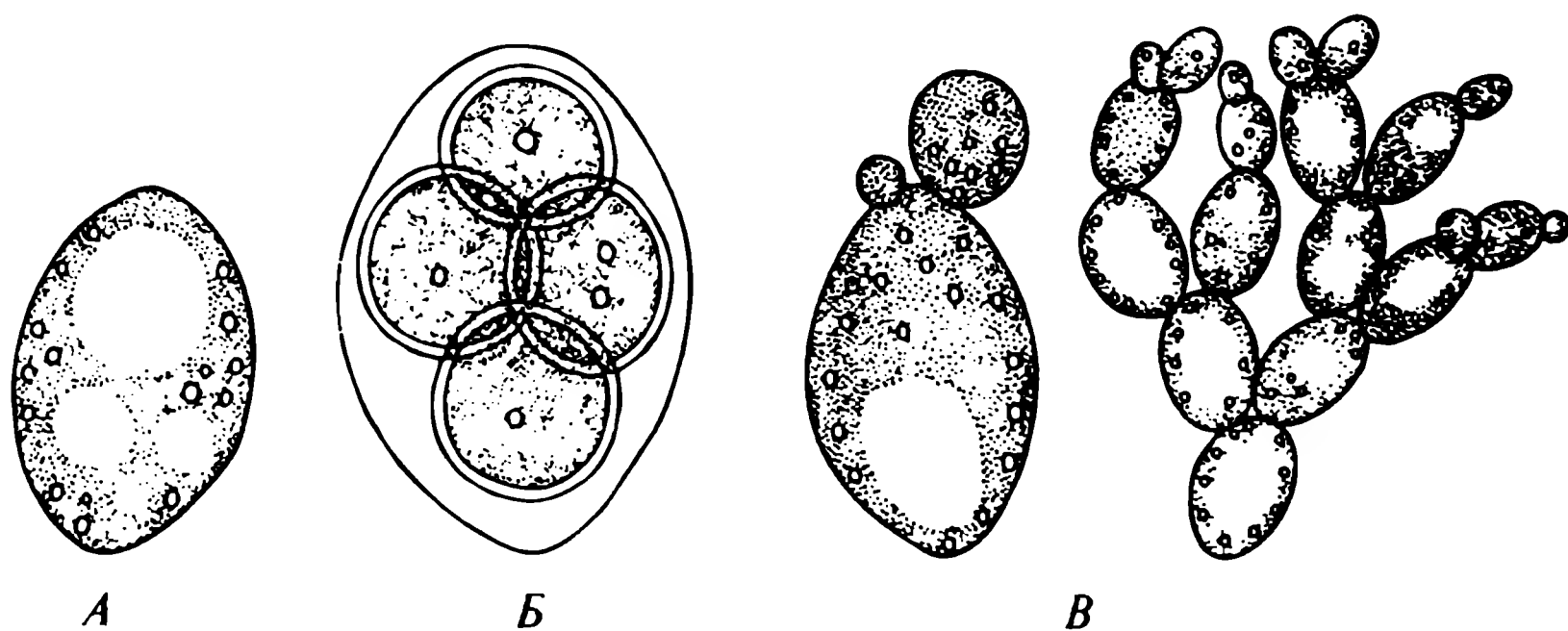


Рис. 4.17. Дрожжи пивные (*Saccharomyces cerevisiae*):

А — одноклеточный таллом; Б — сумка с аскоспорами; В — почкование

Подкласс плодосумчатые — *Carpoascomycetidae*

Представители этого подкласса характеризуются наличием плодовых тел, в которых находятся сумки. Плодовые тела образуются за счет плотного сплетения гаплоидных и дикарионных (двуядерных) гиф, называемых также аскогенными. Плодовые тела (аскокарпы) бывают трех типов: замкнутые — *клеистотеции*, полузамкнутые — *перитеции*, незамкнутые — *апотеции*.

К грибам-паразитам относится род *спорынья* — *Claviceps*. Большинство представителей рода паразитирует на злаках (культивируемых — ржи, пшенице, ячмене и дикорастущих — тимофеевка, пырей, костер).

Наиболее распространенным и имеющим практическое значение является вид *спорынья пурпурная* (*C. purpurea*).

Цикл развития спорыньи протекает со сменой ядерных фаз (рис. 4.18). Так, осенью на злаковых растениях образуются склероции — рожки, темно-фиолетовые снаружи и белые внутри, представляющие собой мицелий гриба (обезвоженные гифы) в стадии покоя. На зиму склероции выпадают из злаков на почву и в ней зимуют. Весной на почве склероции прорастают, образуя нитевидные выросты, увенчанные головками — стромами. В этих стромах в результате полового процесса образуются *плодовые тела* — *перитеции*, заполненные длинными цилиндрическими сумками (*асками*), содержащими нитевидные аскоспоры — это споры полового размножения (рис. 4.19). Созревание спор идет в результате мейоза во время цветения злака. Споры активно выбрасываются и разносятся с помощью ветра, попадают на рыльце цветущего злака и прорастают. Образующийся мицелий проникает в завязь пестика и разрушает ее. На концах гиф мицелия в результате митоза отшнуровываются *конидии* — споры бесполого размножения, т. е. наступает конидиальное спороношение. При этом гифы гриба выделяют капельки сладкой жидкости — «медвяную росу». Насекомые переносят конидии на цветки соседних растений и заражают их.

Склероции содержат высокотоксичные алкалоиды, вызывающие отравления. Такие алкалоиды, как эрготамин, эргометрин, широко применяют в современной медицине для лечения сердечно-сосудистых, нервных и других заболеваний. Особенно эффективны они в акушерско-гинекологической практике.

Открытые плодовые тела — *апотеции* встречаются у таких представителей, как сморчки (*Morxella*) и строчки (*Gyromitra*). Открытые плодовые тела этих грибов обычно блюдцевидной, бокаловидной формы, размером от 0,1 до 10 см и разнообразной окраски — от ярко-оранжевой или красной до коричневой и черной. Верхний слой, *гимений*, содержит множество сумок. Плодовые тела грибов этой группы состоят из стерильной ножки и складчатой или лопастной шапки (рис. 4.20).

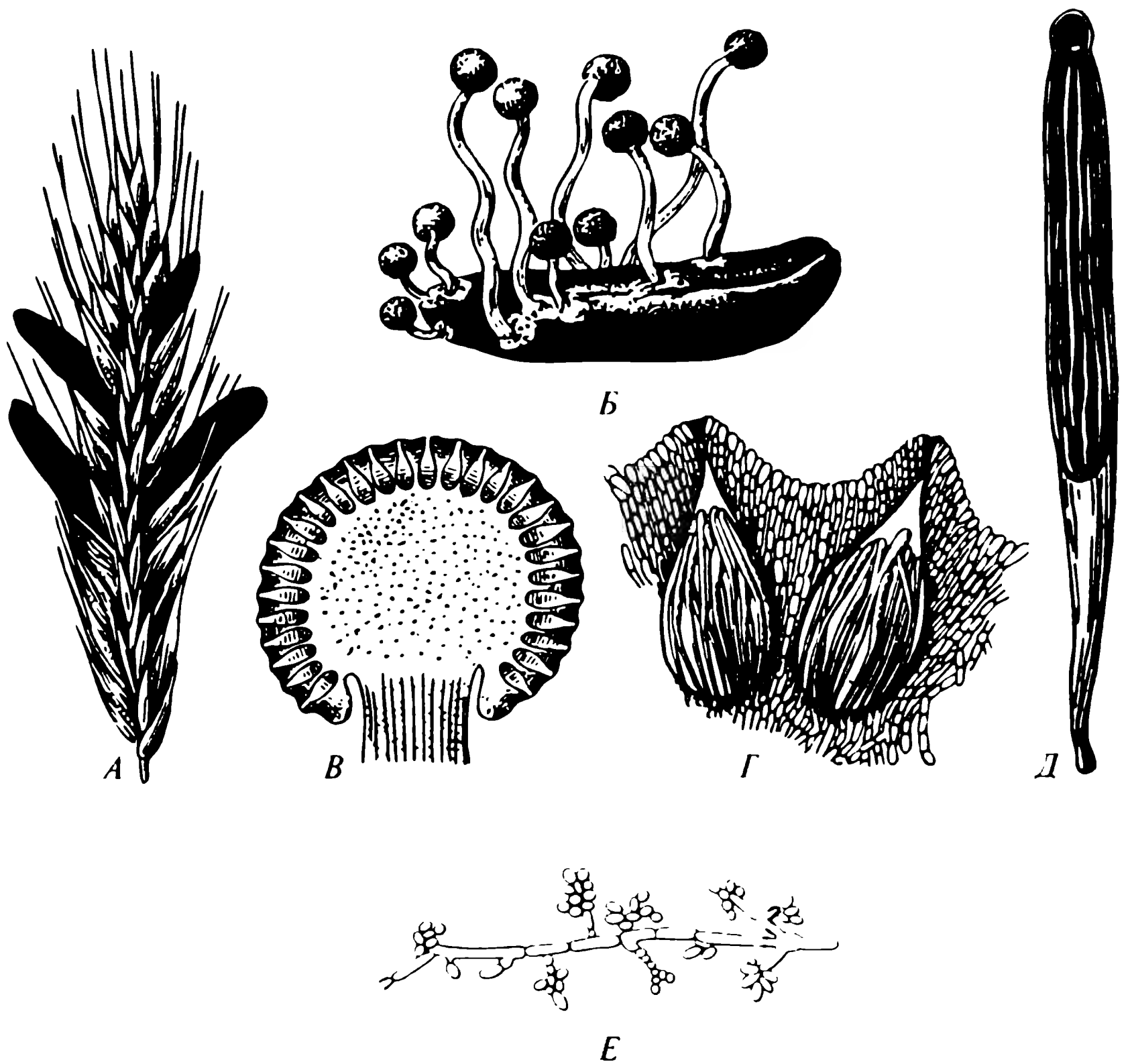


Рис. 4.18. Спорынья (*Claviceps purpurea*):

A — колос ржи со склероциями; *Б* — стромы, выросшие на перезимовавшем склероции; *В* — продольный срез через строму с перитециями; *Г* — продольный срез через перитеции с сумками; *Д* — сумка с нитевидными аскоспорами; *Е* — конидиальное спороношение

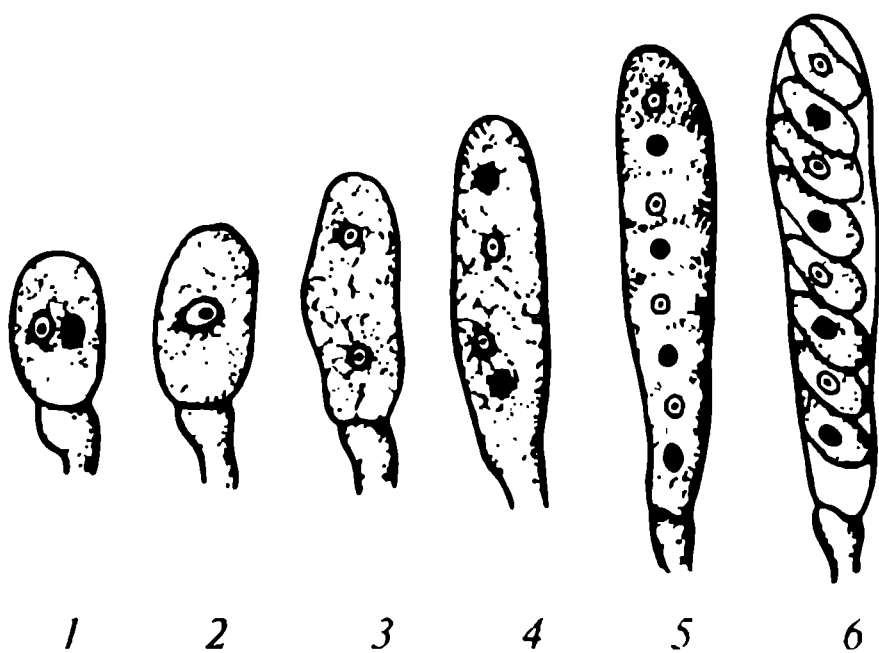


Рис. 4.19. Развитие сумки с аскоспорами:

1, 2 — образование зиготы на верхушке аскогенной гифы; *3—6* — мейоз и развитие сумки с аскоспорами



Рис. 4.20. Сморчок и строчок (внешний вид и плодовые тела):
 А — сморчок конический (*Morchella conica*); Б — строчок обыкновенный (*Gyromitra exculenta*); В — трюфель летний (*Tuber aestivum*); I — разрезы плодовых тел

Сморчки и строчки — съедобные грибы, но однако при употреблении в пищу их предварительно необходимо прокипятить, а воду слить.

ОТДЕЛ БАЗИДИОМИКОТЫ — BASIDIOMYCOTA

В этом классе объединены почти все группы шляпочных грибов, насчитывающих около 30 000 видов. Вегетативное тело представлено членистым мицелием, состоящим из членистых гиф.

Размножение. Вегетативное размножение осуществляется частями мицелия. Бесполое размножение происходит с помощью конидий

При половом процессе специальные органы полового размножения не образуются. Половой процесс протекает в форме *соматогамии* (рис. 4.21, А). Из прорастающей гаплоидной базидиоспоры развивается первичный мицелий, затем он превращается в членистый. Каждый членик одноядерный. Вскоре происходит *гологамия* — слияние конечных клеток гиф, однако слияние содержимого члеников не сопровождается слиянием ядер. Образуются дикарионы, которые затем синхронно делятся. Так формируется *вторичный дикарионный мицелий*.

На дикарионном мицелии образуется плодовое тело, которое состоит из пенька и шляпки. Гимениальный слой шляпки может быть пластинчатым или трубчатым. В гимениальном слое на концах дикарионных гиф из двух ядерных клеток образуются бази-

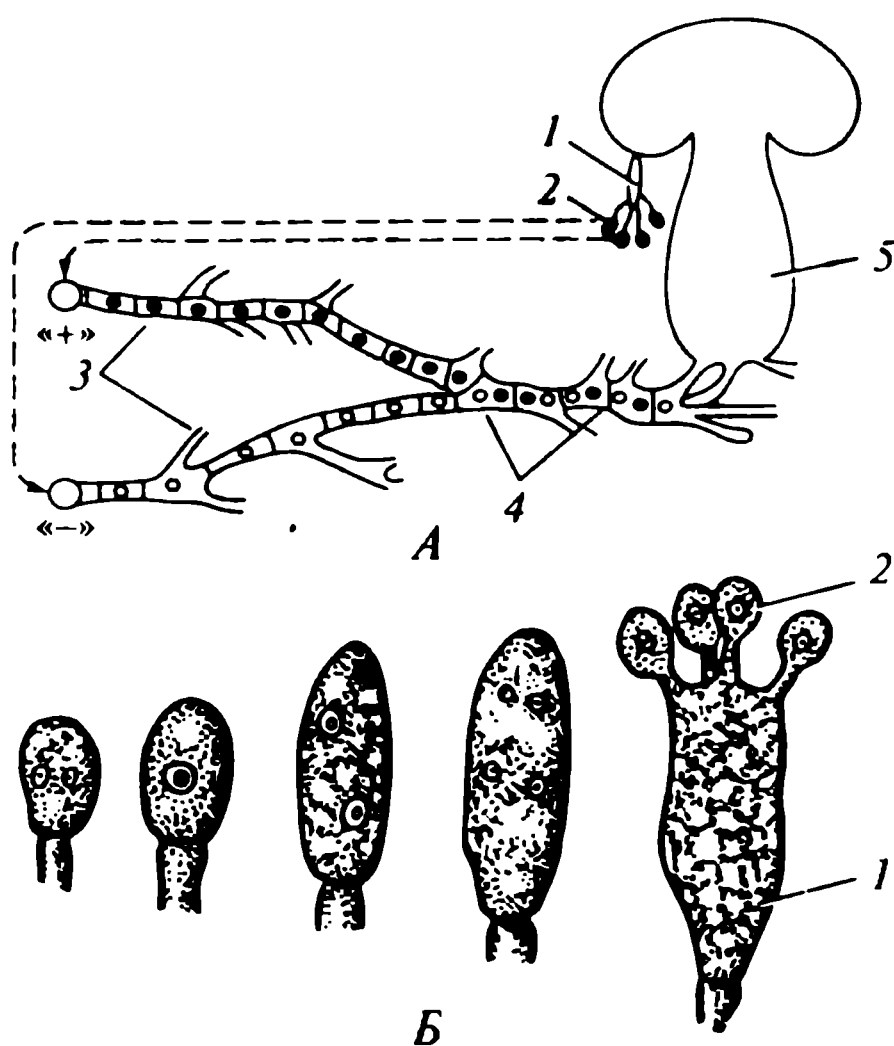


Рис. 4.21. Развитие базидального гриба:

А — схема цикла развития: 1 — базидия; 2 — базидиоспора; 3 — первичный мицелий; 4 — дикарионный мицелий; 5 — плодовое тело из дикарионного мицелия; Б — развитие базидии (1) с базидиоспорами (2)

дии. По своему развитию базидии гомологичны сумкам. В базидии завершается половой процесс, т.е. ядра дикариона сливаются и образуется диплоидное ядро. Такая одноклеточная базидия называется *холобазидией*. Образовавшееся диплоидное ядро делится мейозом с образованием четырех гаплоидных ядер (рис. 4.21, Б). К этому времени в верхней части базидии образуются четыре трубчатых выроста — *стеригмы*. В них перетекают образовавшиеся ядра и формируются четыре базидиоспоры: две условно со знаком «-» и две со знаком «+». Поэтому первичные мицелии, вырастающие из них, будут *гетероталличными*. Базидии образуются непосредственно на гифах или в плодовых телах различной формы (состоящих чаще всего из шляпки и пенька). При образовании спор может разделиться сама базидия, становясь четырехклеточной — это *фрагмобазидия*. По этому признаку базидиальные грибы делятся на *холобазидальные* — *Holobasidiomycetidae* (домовой гриб, трутовик, шампиньон, поганки, мухомор) и *фрагмобазальные* — *Pragmobasidiomycetidae* (головневые, ржавчинные грибы).

В цикле развития чередуются три фазы: *гаплоидная* (короткая) — базидиоспоры, *дикарионная* (длится основную часть жизни) — дикарионный мицелий и *диплоидная* (кратковременна) — это молодая базидия до образования базидиоспор.

ОТДЕЛ ДЕЙТЕРОМИКОТЫ, ИЛИ НЕСОВЕРШЕННЫЕ ГРИБЫ — DEUTEROMYCOTA, ИЛИ FUNGI IMPERFECTI

Дейтеромикоты наряду с базидиомикотами и аскомикотами представляют крупнейшую группу грибов, объединяющую 25—30 тыс. видов. Эти грибы представляют собой бесполое формы (анаморфы), размножающиеся бесполом путем — конидиями. Жизненный цикл проходит в гаплоидной стадии без полового процесса. Вполне возможно, что дейтеромикоты — это наиболее специализированные линии эволюции грибов.

Дейтеромикоты широко распространены в природе и встречаются на различных субстратах, принимая вместе с другими грибами участие в разложении органических остатков и почвообразовательном процессе. Многие грибы этого отдела паразитируют на высших растениях, вызывая серьезные болезни сельскохозяйственных культур. Некоторые дейтеромикоты (например, представители рода альтернария — *Alternaria*) выделяют микотоксины, вызывающие отравления. Аспергилл паразитический (*Aspergillus parasiticus*) выделяет **афлатоксины**, очень опасные из-за своей канцерогенности. У части представителей этих родов известны также сумчатые стадии, в связи с чем их нередко рассматривают среди аскомикот.

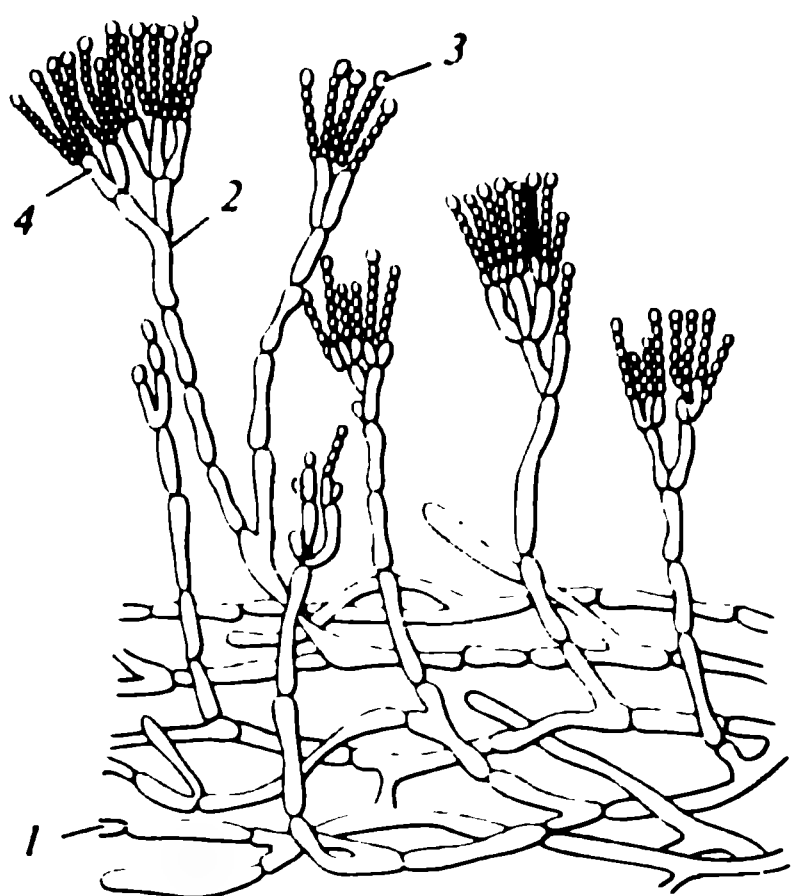
Пенициллы и аспергиллы широко используются в микробиологической промышленности для биотехнологического производства ряда органических кислот (лимонной, фумаровой, глюконовой и др.), ферментов (протеиназ, амилаз и др.) и антибиотиков (пенициллина, фумагиллина). Антибиотики подавляют рост других организмов (особенно бактерий), поэтому их применяют для лечения многих заболеваний.

Первый антибиотик был открыт в 1928 г. А. Флемингом, а десять лет спустя Г. Флори и его коллеги из Оксфордского университета выделили чистый пенициллин, производство которого было развернуто в США во время Второй мировой войны. Это лекарство спасло миллионы человеческих жизней. В 1945 г. Г. Флори, А. Флемингу и Э. Чейну была присуждена Нобелевская премия за открытие пенициллина и выделение его в чистом виде.

Большое медицинское значение имеет *род пенициллиум* (*Penicillium*). Пеницилл имеет членистый мицелий зеленоватого цвета, состоящий из одноядерных члеников. Отходящие вверх гифы — конидиеносцы ветвятся на верхнем конце на стеригмы. По внешнему виду **стеригмы** напоминают кисточку или кисть руки. Они заканчиваются цепочкой наружных спор — конидий (рис. 4.22). **Конидии** — это споры бесполого размножения, образующиеся за счет митоза. Наблюдается и половой процесс, в результате которого непосредственно на мицелии образуются закрытые шаро-

Рис. 4.22. Дейтеромикоты (*Deuteromycota*) — пеницилл:

1 — мицелий; 2 — конидиеносец; 3 — конидии, 4 — стеригмы



видные плодовые тела ярко-желтого цвета — *клеистотеции*. Внутри клеистотециев формируются сумки с восемью аскоспорами. Созревшие аскоспоры выходят из сумок после разрыва клеистотеция.

Будучи по способу питания сапрофитом, пенициллиум, по-

селяясь на пищевых продуктах и изделиях (ткани, кожа), вызывает их порчу. Пеницилл используют не только в медицинской практике, но и в пищевой промышленности для приготовления особых сортов сыра («рокфор»).

Представители рода *аспергилл* (*Aspergillus*) отличаются конидиеносцами, вздутыми на вершине, и многочисленными конидиями, образующими веерообразные цепочки. За такое строение он получил название «лечный гриб».

Представители рода аспергилл — сапрофиты и реже паразиты. Они поражают пищевые продукты в виде черной и зеленой плесени и вызывают заболевания (аспергиллезы) животных и человека (псевдотуберкулез птиц, отомироз человека и др.). Аспергилл желтый (*A. flavus*) развивается на плодах арахиса и различных кормах, вырабатывает афлатоксин, вызывающий поражения печени, обладающий канцерогенными свойствами.

Велико значение грибов в деятельности человека. Они играют роль в круговороте веществ в природе. Грибы, как и бактерии, минерализуют органические вещества и принимают участие в образовании гумуса. Их используют в пищевой промышленности для производства спирта, вина, пива, кваса, в хлебопечении, в получении белков и витаминов. Грибы образуют органически активные вещества — антибиотики, ферменты, органические кислоты и др.

Грибы могут вызывать коррозию металлов, разрушать кожу, бумагу, ткани. Многие грибы наносят существенный вред человеку, животным и растениям, вызывая ряд заболеваний (микозы, стригущий лишай, парша), а также производят порчу пищевых продуктов и тем самым служат причиной различных отравлений.

ОТДЕЛ ЛИШАЙНИКИ — LICHENES

Это группа симбиотропных растений, состоящих из двух компонентов — *автотрофных водорослей* и *гетеротрофных грибов*. Грибная основа лишайников формируется в основном *сумчатыми грибами*. Водорослевый компонент состоит из видов, относимых в большинстве случаев к представителям отделов *зеленые* и *сине-зеленые водоросли*. Выделенные из лишайника водоросли не отличаются от свободно живущих форм. Физиологически этот тип симбиоза основан на межклеточном обмене между водорослями и грибами: гриб питается углеводами водоросли, а водоросли получают от грибов минеральные вещества. Однако симбиоз с грибами приводит к появлению нового биологического качества, которое выражается у лишайника в его способности размножаться как единый организм.

Общая характеристика. Вегетативное тело лишайников представлено слоевищем, имеющим различную окраску (серую, зеленоватую, буро-коричневую, желтую или почти черную). Морфологически различают три основных типа слоевища лишайников: *накипной (корковый)*, *листоватый* и *кустистый* (рис. 4.23), между которыми существуют и переходные формы. Наиболее низкоорганизованные — *накипные*, или *корковые*, слоевища, имеют вид порошковатых, зернистых, бугорчатых налетов, плотно срастающихся с субстратом и не отделяющихся от него без значительных повреждений.

Более высокоорганизованные лишайники имеют листоватое слоевище в форме пластинок, чешуек или розеток, прилепленных к почве или деревьям с помощью ризин — аналогов ризоидов, состоящих из пучков грибных гиф.

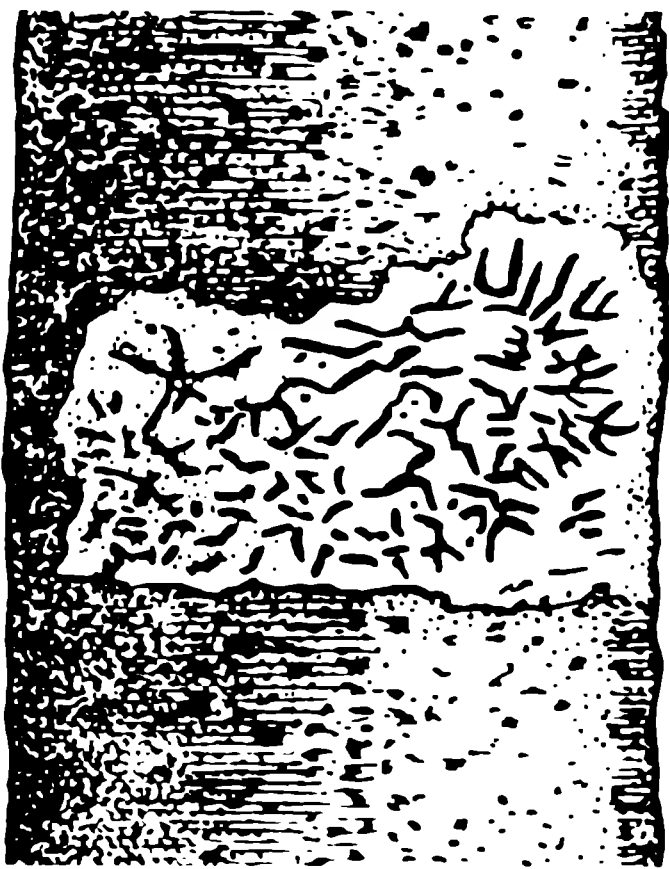
Наивысшей организации в своем строении достигают лишайники с кустистым типом слоевища, имеющие вид разветвленного кустика (12 — 15 см в высоту) и срастающиеся с субстратом только основанием.

По анатомическому строению лишайники бывают *гомеомерными* и *гетеромерными* (рис. 4.24). У гомеомерных, более примитивных, по всей толще слоевища равномерно расположены грибные гифы и водоросли. При гетеромерном строении на поперечном разрезе лишайника сверху можно видеть так называемую верхнюю кору. Она образована переплетающимися и тесно смыкающимися грибными гифами. Под корой грибные гифы лежат более рыхло и между ними находятся клетки водоросли (гонидиальный слой). Внутри слоевища можно выделить сердцевину, состоящую из рыхлых грибных гиф и больших пустот, заполненных воздухом. Под ней размещается нижняя кора, которая по строению сходна с верхней. Через нее из сердцевины проходят отдельные гифы, закрепляя лишайник в субстрате.

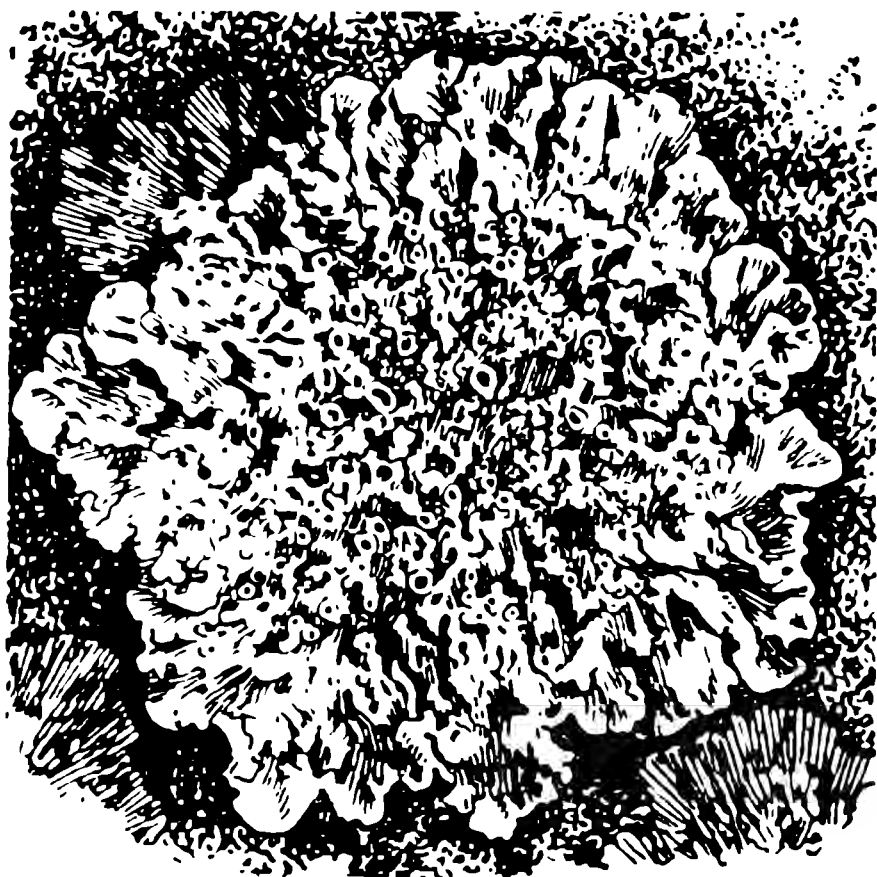
Большинство лишайников легко переносят высыхание. Фотосинтез и питание у них в это время прекращаются, чем и объясняется их незначительный ежегодный прирост.

Размножение. Лишайники размножаются преимущественно вегетативным путем.

Вегетативное размножение основано на способности лишайников регенерировать из отдельных участков. Оно осуществляется путем фрагментации (отделения участков слоевища) или с помо-



А



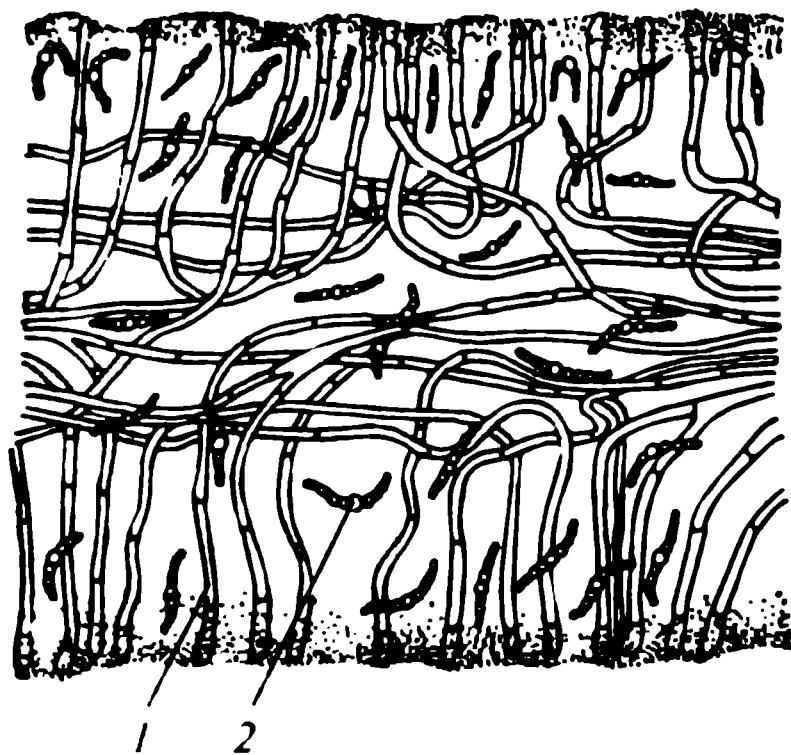
Б



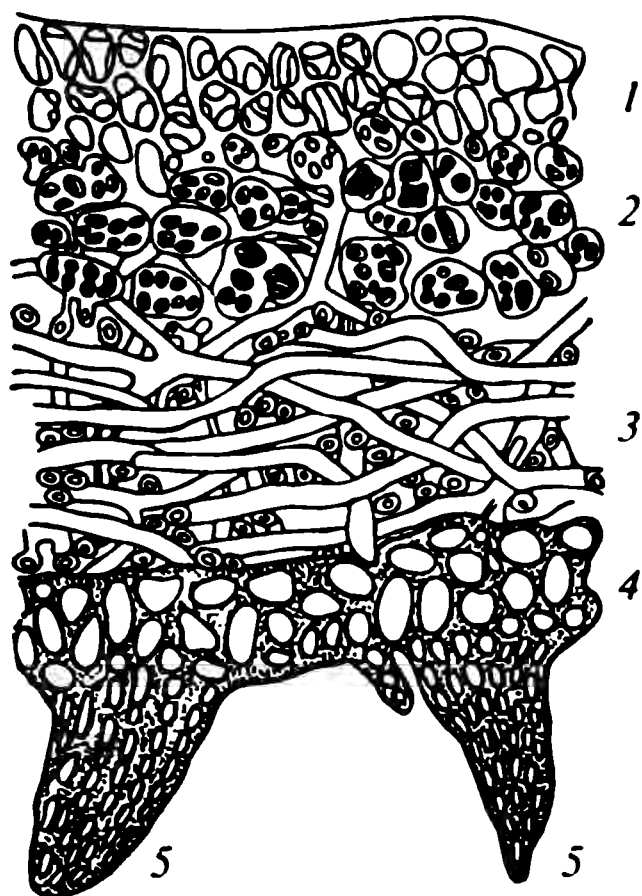
В

Рис. 4.23. Различные типы слоевищ лишайников:

А — корковое (графис — *Graphis scripta*); Б — листоватое (ксантория — *Xanthoria*);
В — кустистое (кладония — *Cladonia*)



А



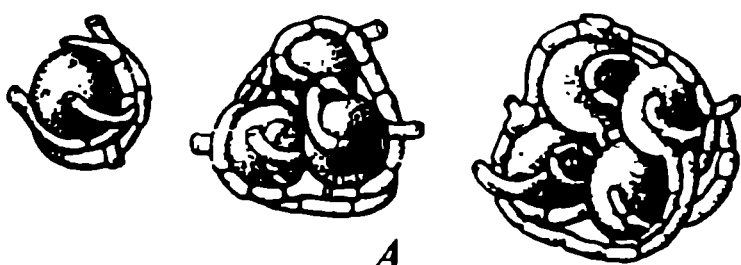
Б

Рис. 4.24. Анатомическое строение слоевищ гомеомерных и гетеромерных лишайников:

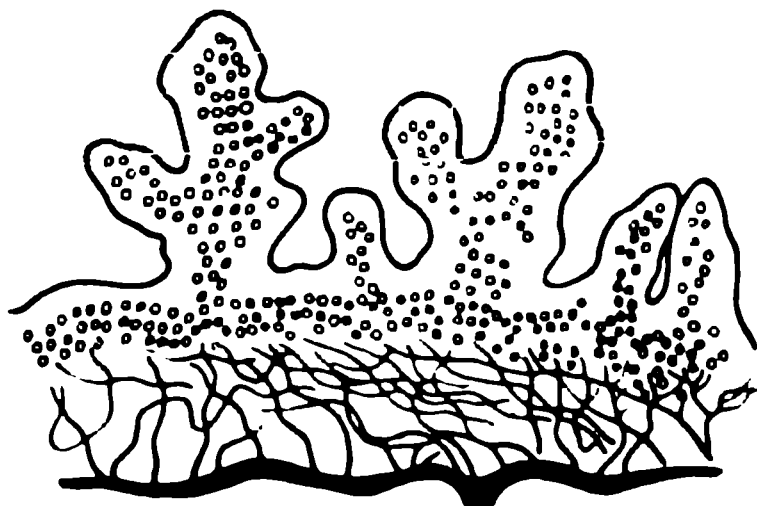
А — разрез гомеомерного лишайника: 1 — гифы гриба, 2 — водорослевый компонент; Б — разрез гетеромерного лишайника: 1 — верхний корковый слой; 2 — гонидиальный слой; 3 — средний (сердцевинный) слой с гифами гриба; 4 — нижний корковый слой; 5 — ризины

шью обособленных групп клеток водорослей, окруженных гифами гриба и различных по своей форме — соредий, изидий и лобул (рис. 4.25). *Соредии* — мельчайшие образования округлой формы, включающие одну или несколько клеток водоросли и окруженные грибными гифами.

Изидии — бугорчатые палочковидные выросты на верхней поверхности слоевища. *Лобулы* имеют вид маленьких чешуек, расположенных вертикально на поверхности слоевища или по его краям. Кроме того, наблюдается бесполое размноже-



А



Б

Рис. 4.25. Вегетативное размножение лишайников:

А — соредии, Б — изидии

ние с помощью спор, самостоятельно образующихся и у водорослей, и у грибов.

Половое размножение изучено не достаточно, но в общих чертах оно протекает так же, как и у свободно живущих грибов.

Значение лишайников. Хорошо известно важное значение лишайников в природе и жизни человека. Они разлагают и минерализуют органические вещества почвы. Лишайники являются первопроходцами, так как, одними из первых заселяя скалы, разрушают их поверхностный слой и, отмирая, образуют гумус, на котором расселяются другие растения. Лишайники — индикаторы чистоты воздуха, поскольку не выносят даже малейших примесей сернистых газов. Из некоторых видов получают краску и особое вещество — лакмус — для химической промышленности. В тундре и лесотундре лишайники (ягель) служат основным кормом для оленей. Съедобные лишайники встречаются и в полупустынных и пустынных районах Киргизии и Туркмении.

ЦАРСТВО РАСТЕНИЯ — PLANTAE, EMBRYOPHYTA (PHYTOBIOTA). ВЫСШИЕ СПОРОВЫЕ РАСТЕНИЯ

Растения — сложные многоклеточные автотрофные организмы, приспособленные к жизни главным образом в наземной среде. В процессе эволюции с выходом растений на сушу произошли изменения в их морфологическом строении. Так, вместо таллома низших растений у высших растений тело дифференцировано на органы: побег (стебель и лист), у большинства имеется корень. Поэтому растения называют еще *листочтебельными*, или *побеговыми* (Cormophyta, или Cormobionta). Произошли изменения и во внутреннем строении. Они связаны с возникновением тканей, выполняющих специализированные функции: покровные, проводящие, механические и др. В проводящей системе появляются сосуды и трахеиды, в связи с чем высшие растения получают название — *сосудистые*. Из зиготы у высших растений формируется многоклеточный зародыш, за счет которого они получают еще одно название — *зародышевые* — *Embryobionta*.

В цикле развития происходит закономерное *чередование двух поколений* полового — *гаметофит* и бесполого — *спорофит*. На гаметофите образуются мужские (*антеридии*) и женские (*архегонии*) половые органы. Внутри архегония происходит деление зиготы. На ранних этапах развития зародыш развивается под защитой гаметофита, и его питание полностью зависит от него. Спорофит у подавляющего большинства расчленен на побеги (стебли и листья) и корни.

Более примитивные высшие растения (моховидные, плауновидные, хвощевидные, папоротниковидные), несмотря на выход на сушу, еще сохраняют связь с водной средой. Так, половой процесс неразрывно связан с водной средой, поскольку без нее невозможно передвижение сперматозоидов; кроме того, для существования гаметофитов необходима влажность субстрата и атмосферы.

В процессе эволюции семенные растения, как наиболее приспособленные к наземному образу жизни, утратили зависимость размножения от капельно-жидкой среды и морфологическая эволюция высших растений пошла по пути совершенствования спорофита.

Известны 9 отделов высших растений: риниофиты (Riniophyta), зостерофиллофиты (Zosterophyta), моховидные (Bryophyta), плауновидные (Lycopodiophyta), псилотовидные (Psilotophyta), хвощевидные (Equisetophyta), папоротниковидные (Polypodiophyta), голосеменные (Pinophyta) и покрытосеменные (Magnoliophyta).

Высшие растения подразделяются на две неравные по величине и значению группы: высшие споровые и семенные растения. Высшие споровые были первыми сосудистыми растениями, заселившими сушу. От них в процессе эволюции произошли семенные растения.

Высшие споровые растения размножаются *спорами*, а процессы полового и бесполого размножения закономерно сочетаются в жизненном цикле. Бесполое размножение осуществляется с помощью спор, образующихся мейозом в спорангиях, располагающихся на спорофите. Половое размножение — путем слияния гамет: сперматозоидами, созревающими в антеридиях, и яйцеклетками — в архегониях, расположенных на гаметофитах.

Семенным растениям — голосеменным (см. гл. 6) и покрытосеменным (см. гл. 7) — свойственно наличие нового органа размножения — *семени с зародышем*.

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ВЫСШИХ СПОРОВЫХ РАСТЕНИЙ

Высшие споровые растения появились приблизительно 400—430 млн лет назад. Существуют две теории происхождения высших растений от водорослевого предка. Согласно одной из них, от водорослей (зеленых или бурых) произошли риниофиты и зостерофиллофиты, которые и дали начало всем высшим растениям. Согласно другой теории, такие группы растений, как риниофиты, зостерофиллофиты и моховидные сформировались из водорослей независимо.

Тело примитивных высших растений было дифференцировано на элементарные органы. Надземная часть представляла собой дихотомически ветвящиеся оси, вверху заканчивающиеся органами спороношения, а снизу — корневищеподобными выростами — *ризомоидами* (прототип корня) и *ризоидами* (прототип корневых волосков). Формирование листьев происходило различными путями. По микрофильной линии эволюции листья сформировались как выросты на осевых органах (плауновидные). У других высших растений листья возникли за счет уплощения и бокового срастания разветвленных осей, несущих на себе спорангии, поэтому листья выполняли функцию фотосинтеза и бесполого размножения. Со временем произошло разделение функций, и одни листья, называе-

мые *спорофиллами* (спороносные листья), содержали спорангии со спорами, другие (зеленые листья) выполняли функцию фотосинтеза (*трофофиллы*) — это макрофильная линия эволюции. Возможно, в процессе эволюции из спороносных листьев развились *шишки* (стробилы) голосеменных и *цветок* покрытосеменных.

Усовершенствованию органов сопутствовало и усложнение онтогенеза. Происходит чередование бесполого и полового поколений. Бесполое поколение представлено диплоидным спорофитом, половое — гаплоидным гаметофитом.

Спорофит — растение, образующее споры. Споры образуются в многоклеточных спорангиях в результате мейоза. Споры распространяются ветром, водой, животными. У *равноспоровых* растений все споры одинаковы по размерам. У более высокоорганизованных растений в микроспорангиях образуются многочисленные мелкие споры — *микроспоры*, а в мегаспорангиях — крупные *мегаспоры* — это *разноспоровые* растения. При прорастании спор образуются гаметофиты, поэтому гаметофиты гаплоидны.

Гаметофит — растение, образующее гаметы у архегониальных растений. Мужские гаметы — сперматозоиды — образуются в мужских половых многоклеточных органах — *антеридиях*, похожих на мешочки, а женские яйцеклетки — в колбообразных *архегониях* (рис. 5.1). Оплодотворение яйцеклеток происходит при наличии капель-

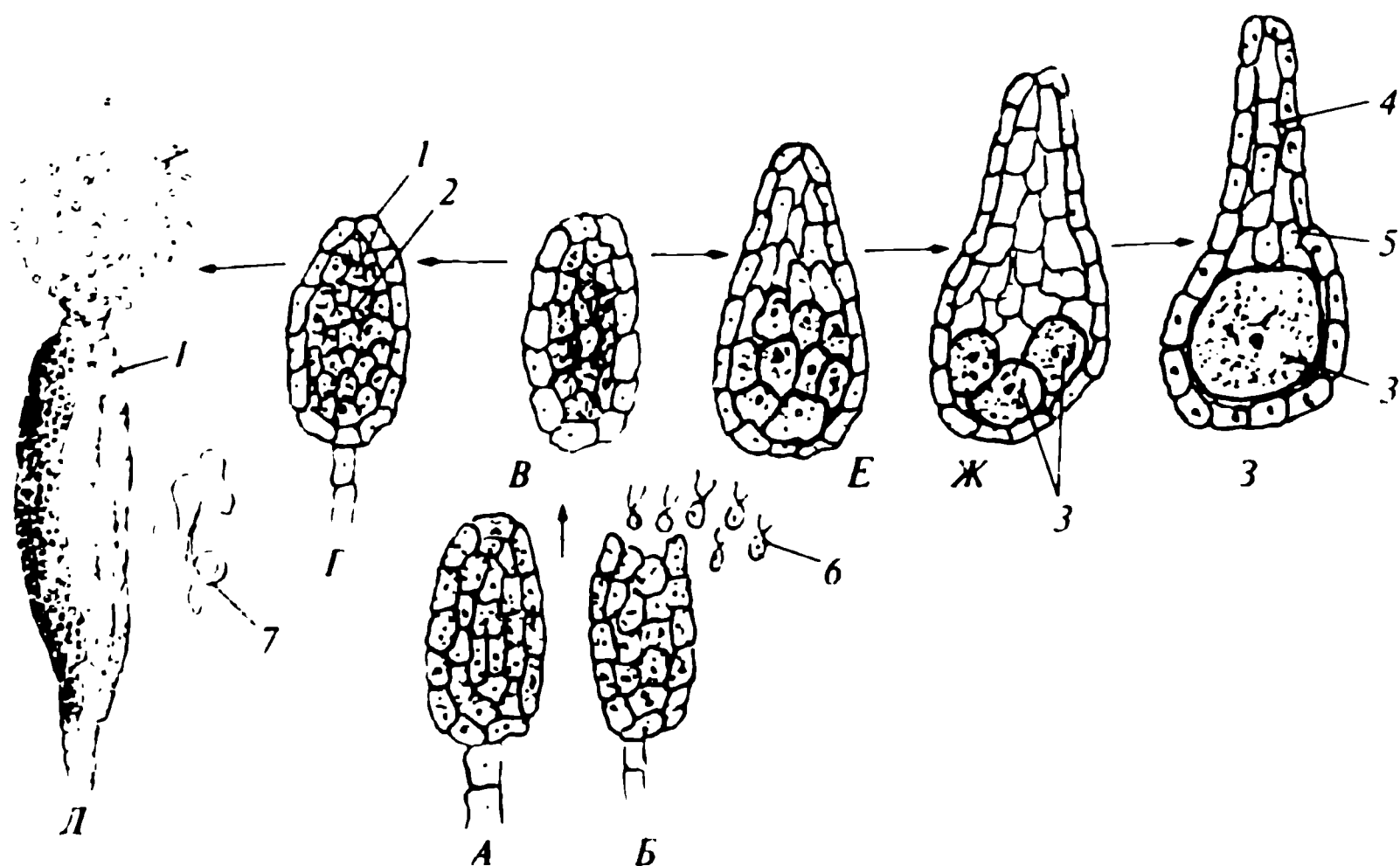


Рис 5.1. Происхождение и строение антеридиев и архегониев:

А, Б — многокамерный гаметангий; В — образование стенки гаметангия; Г, Д — формирование и строение антеридия; Е—З — этапы формирования и строение архегония. 1 — стенка, 2 — сперматогенная ткань; 3 — яйцеклетка; 4 — шейковые каналцевые клетки; 5 — брюшные каналцевые клетки; 6 — изогаметы; 7 — сперматозоиды

но-жидкой среды, необходимой для движения сперматозоидов. После оплодотворения образуется диплоидная зигота, формирующая многоклеточный зародыш. Зародыш со временем развивается в новый спорофит.

В жизненном цикле растений может доминировать гаметофит (моховидные), у всех же остальных высших растений — спорофит. Гаметофит называют иначе *заростком*. Он имеет вид небольшой пластинки (несколько миллиметров) или клубенька, не дифференцированного на органы и прикрепляющегося к почве при помощи ризоидов. Вся эволюция высших растений была направлена на редукцию гаметофита и усовершенствование спорофита.

Риниофиты и зостерофиллофиты полностью вымерли еще в конце силурийского периода. Отдел риниофиты включал один класс — риниевые (Riniopsida) и два порядка — риниевые (Rinales) и псилофитовые (Psilophytales). Виды риниофитов были невысокими растениями (до 50 см в высоту), произрастающими на заболоченных почвах. От корневищеобразных ризоидов отходили ризоиды, а надземные талломы заканчивались спорангиями. Представители отдела зостерофилловых были более крупными растениями. Спорангии были собраны вблизи верхушки оси наподобие колоска и открывались поперечной щелью. Зостерофилловые имели представителей, являющихся переходной формой к плауновидным.

ОТДЕЛ МОХОВИДНЫЕ — BRYOPHYTES

В отдел моховидные входит более 25 000 видов сравнительно просто устроенных ныне существующих высших растений. Среди высших растений мхи образуют обособленную группу. Это — единственная в истории растительного мира линия эволюции, связанная с регрессивным развитием спорофита. Они представляют собой тупиковую, или слепую, ветвь развития растений, а по общей организации и по экологии они еще близки и к водорослям.

Характерные признаки мхов: 1) отсутствие настоящих корней; у некоторых представителей подземная часть представлена ризоидами; 2) полное преобладание гаметофазы в цикле развития; 3) у более примитивных форм гаметофит представлен слоевищем, у остальных расчленен на стебель и листья; 4) половое и бесполое поколение существуют вместе, при этом спорофит вырастает на гаметофите после оплодотворения.

Моховидные произошли от зеленых или бурых водорослей. При прорастании спор у них развивается ветвистая зеленая нить — *протонема*, напоминающая нитчатую водоросль. Половой процесс осуществляется только в водной среде. Наиболее примитивными считаются печеночные мхи, а более высокоорганизованными — листостебельные мхи.

Отдел моховидные включает классы *печеночники* (Hepaticopsida), *листочекельные* (Bryopsida) и *антоцеротовые* (Antocerotopsida).

КЛАСС ПЕЧЕНОЧНИКИ — HEPATICOPSIDA

Для представителей этого класса, включающего около 8 500 видов, характерны чрезвычайно большое разнообразие структуры гаметофита (слоевище или стебель с листьями простого строения) и однотипность спорофита. Наиболее распространенным представителем класса является *маршанция обыкновенная* (*Marchantia*

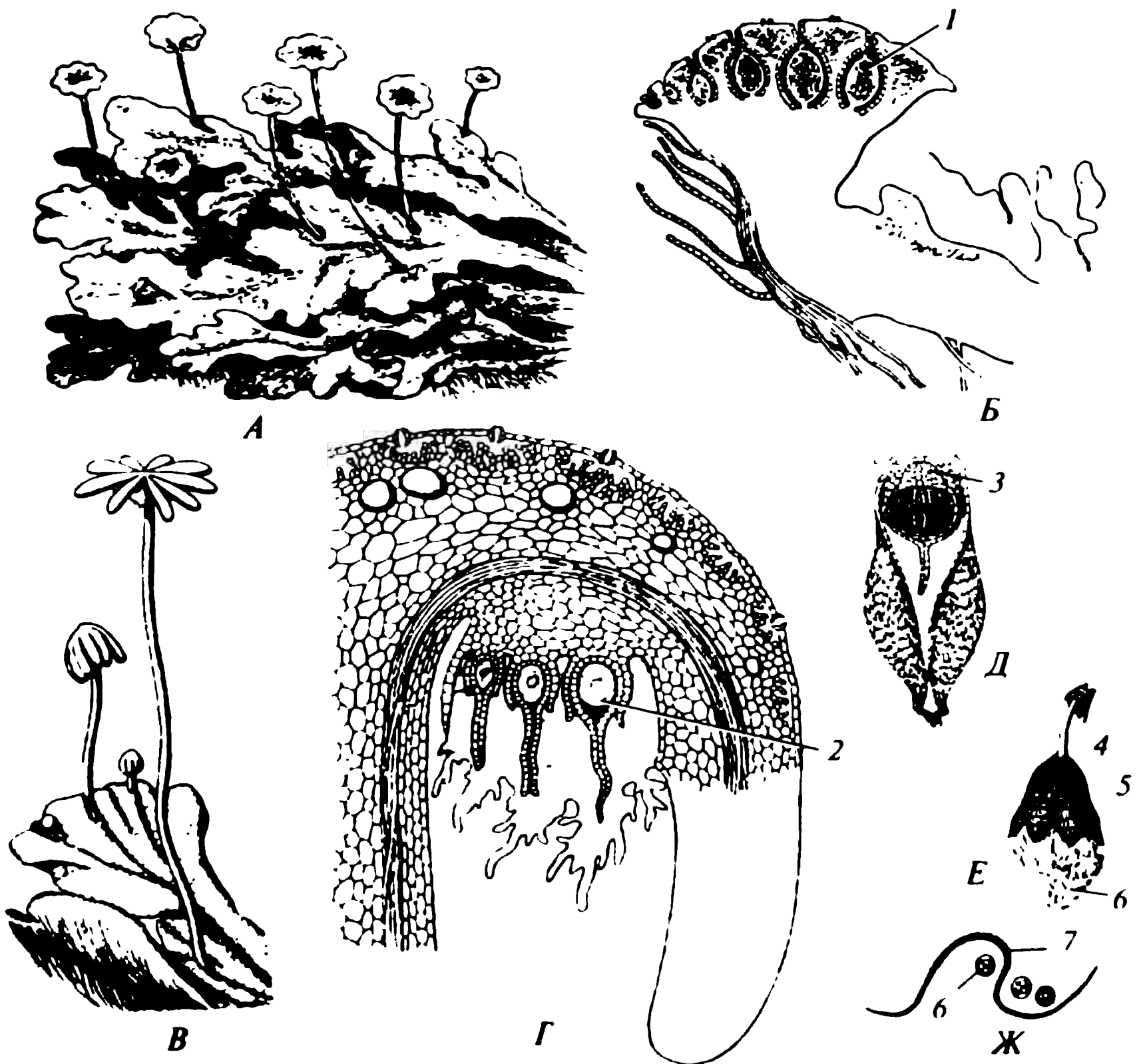


Рис. 5.2. Маршанция обыкновенная (*Marchantia polymorpha*):

А — таллом с мужскими подставками; *Б* — разрез через мужскую подставку; *В* — таллом с женскими подставками; *Г* — продольный разрез луча молодой (♀) подставки; *Д* — молодой спорогоний; *Е* — взрослый спорогоний со вскрывшейся коробочкой; *Ж* — споры и элатеры; 1 — антеридий; 2 — архегонии; 3 — гаустория; 4 — ножка; 5 — коробочка; 6 — споры; 7 — элатера

polymorpha L.), произрастающая на влажной лесной почве. Ее слоевище имеет вид дихотомически ветвящейся стелющейся зеленой пластинки размером до 10 см, не расчлененной на стебель и листья. Слоевища раздельнополые, прикрепляющиеся к почве с помощью ризоидов (рис. 5.2). Органы полового размножения размещаются на особых подставках и возвышаются над слоевищем. У мужских гаметофитов имеются подставки в виде восьми лопастных дисков, сидящих на ножке. На верхней стороне дисков находятся отверстия, ведущие в антеридии с двужгутиковыми сперматозоидами. На женских гаметофитах подставки имеют вид многолучевой звезды; между лучами подставки группами (шейкой вниз) расположены архегонии, прикрытые покрывальцем — перианцием. Имеется общее покрывальце перихеций. В дождливую погоду или с росой сперматозоиды попадают на женские подставки и проникают в архегоний. После оплодотворения из зиготы развивается спорангий в виде овальной коробочки, сидящей на очень короткой ножке. Внутри коробочки в результате мейоза образуются гаплоидные, но физиологически разные споры. К моменту созревания спор коробочки лопаются и споры высыпаются. Споры, выпадающие из спорангия, сначала дают пластинчатую слабо развитую протонему, из которой затем развивается новый (мужской или женский) гаметофит. У печеночников имеет место и вегетативное размножение, осуществляющееся выводковыми почками, образующимися в выводковых корзиночках на слоевищах.

КЛАСС ЛИСТОСТЕБЕЛЬНЫЕ МХИ — BRYOPSIDA (MUSCI)

Листостебельные мхи — самый крупный класс моховидные. Они широко распространены (от Арктики до «оазисов» Антарктики) и насчитывают наибольшее число представителей (около 700 родов, объединяющих 15 000 видов). Класс листостебельные мхи подразделяется на два подкласса: торфяные, или белые, мхи — *Sphagnidae* и зеленые мхи — *Bryidae*.

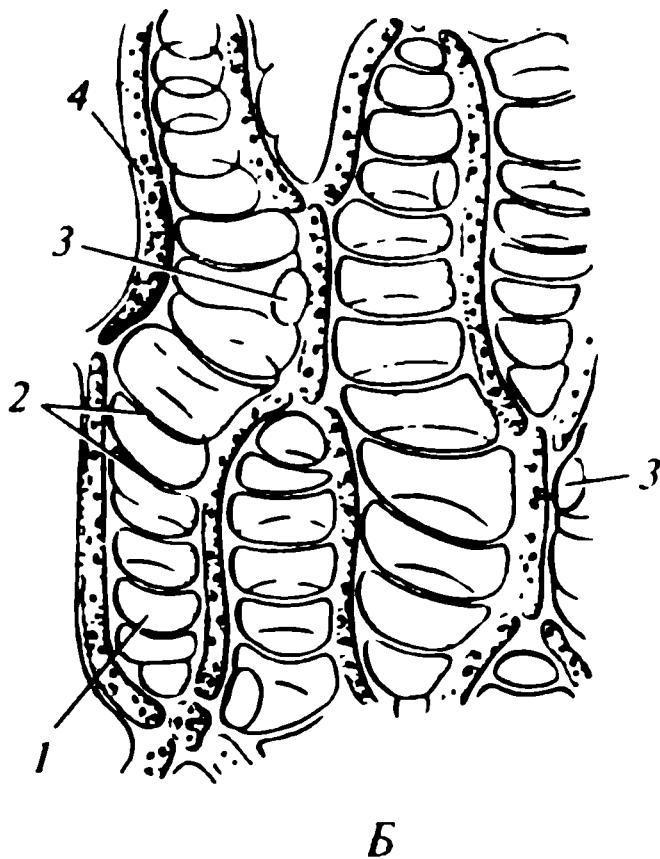
Подкласс белые, или торфяные, мхи — *Sphagnidae*

Торфяные мхи имеют единственный род сфагнум (*Sphagnum*), к которому относится свыше 300 видов. Все представители беловато-зеленого цвета, не имеют ризоидов. От стебля растения отходят боковые веточки, на верхушке собранные в головку (рис. 5.3, А). Веточки сфагнума усажены мелкими листьями. Листья однослойные, состоят из двух типов клеток — хлорофиллоносных и мертвых водоносных (гиалиновых). За счет наличия в листе мертвых



Рис. 5.3. Сфагнум (*Sphagnum*):

А — внешний вид растения (1 — боковая веточка с листьями; 2 — стебель);
Б — анатомическое строение листа (вид сверху): 1 — гиалиновая клетка;
2 — гиалиновое утолщение; 3 — пора;
4 — хлорофиллоносная клетка



гиалиновых клеток, способных удерживать воду, они обладают *гигроскопическим* свойством. Сфагнум в четыре раза гигроскопичнее ваты. Фотосинтез протекает в живых ассимиляционных клетках, содержащих хлоропласты (рис. 5.3, Б). При высыхании мертвые клетки заполняются воздухом, и мох становится беловатым, за счет чего и получил название белый мох. Сфагновые мхи могут быть однодомными и двудомными, но в любом случае архегонии и антеридии располагаются на разных боковых веточках. Процесс оплодотворения происходит в присутствии воды с образованием зиготы, из которой развивается *бесполое поколение* — *спорофит* в виде шарообразной коробочки и короткой ножки. Внутри коробочки формируется спорангий. В нем в результате мейоза образуются гаплоидные споры. При созревании спор верхушка стебля сильно вытягивается, крышечка с коробочки отделяется, а споры высыпаются и разносятся ветром. Споры прорастают в пластинчатую протонему, на которой образуются побеги нового гаметофита.

Мхи растут верхушкой стебля, а его нижняя часть отмирает — «отторфовывается». Так, в течение многих лет образуются огромные залежи торфа. Процесс торфообразования происходит благодаря застою переувлажнению, отсутствию кислорода и созданию мхами кислой среды. Эти условия в совокупности оказы-

ваются неблагоприятными для процессов гниения, т. е. для развития грибов и бактерий, что препятствует разложению мхов. Сфагнум может использоваться как антисептическое средство из-за наличия фенолоподобного вещества сфагнона и в качестве перевязочного материала.

Подкласс зеленые (бриевые) мхи — *Bryidae*

Этот наиболее обширный (свыше 14 000 видов) подкласс из всех листостебельных мхов распространен повсюду. Его представители — это, как правило, многолетние растения от 1 мм до 60 см высотой. Преобладающая окраска зеленая, но может быть буровато-красной и даже черной. Зеленые мхи широко распространены на болотах, в хвойных лесах, горах (например, *Pleurozium schreberi* — плевроциум Шребера и др).

Характерным представителем подкласса является мох кукушкин лен обыкновенный (*Polytrichum commune*). Кукушкин лен — один из наиболее высокорослых мхов, его стебель достигает 50 см в высоту. Произрастает на сырой почве в лесах и болотах; образуя крупные подушкообразные дернины. Стебель мха — прямостоячий, неветвящийся, густо покрыт жесткими линейно-шиловидными листьями. Листья многослойные, в отличие от других мхов состоящие из однородных рядов хлорофиллоносной ткани. Подземная часть представлена многолетними ветвящимися ризоидами.

Кукушкин лен относится к двудомным растениям. На женском растении (гаметофите) между верхними салатного цвета листьями образуются архегонии — женские половые органы. Архегоний — многоклеточное образование колбовидной формы. Суженная часть — шейка, а расширенная часть — брюшко, в котором формируется крупная яйцеклетка. На мужском растении (гаметофите) среди верхних красных листьев развиваются антеридии — мужские половые органы, в которых образуются двужгутиковые сперматозоиды. Антеридии имеют вид продолговатых или округлых мешочков на ножке. При созревании архегония шейковые, или канальцевые, клетки ослизняются, и на их месте формируется узкий канал, по которому сперматозоид может проникнуть в яйцеклетку. В период обильных дождей или снеготаяния сперматозоиды подплывают к архегониям. Как предполагают, они обладают хемотаксисом к содержимому слизи архегония. Один из сперматозоидов проникает в архегоний и продолжает движение к яйцеклетке. Слияние гамет и дальнейшее развитие зиготы происходит внутри архегония. Через несколько месяцев из зиготы вырастает спорофит (спорогон) в виде коробочки на длинной ножке (рис. 5.4).

Нижняя часть ножки превращена в гаусторий (присоску), внедряющийся в тело женского гаметофита. Спорофит, таким обра-

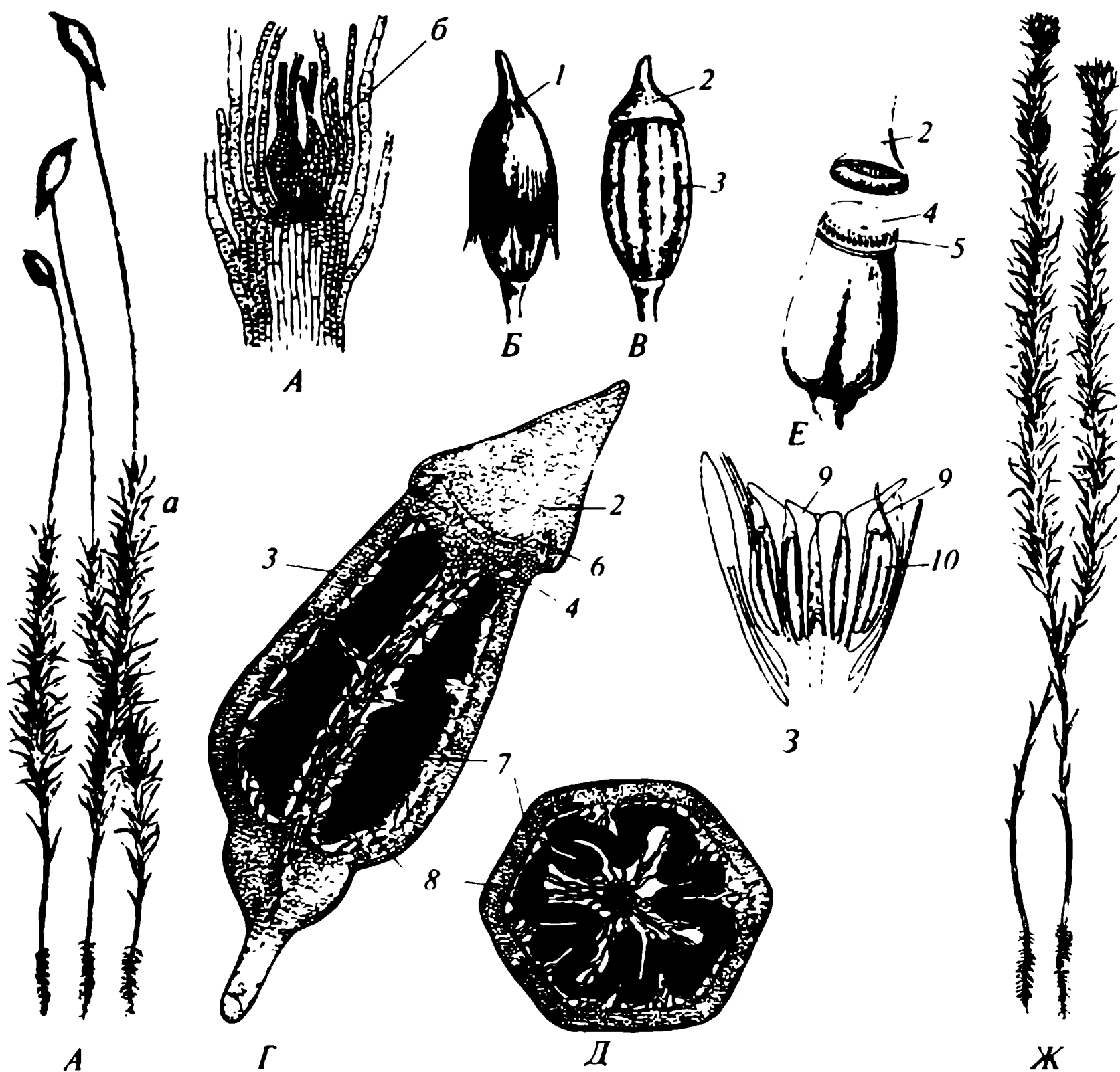


Рис. 5.4. Кукушкин лен (*Polytrichum*):

А — женский гаметофит (а) с архегониями (б); Б — коробочка с колпачком; В — внешний вид коробочки; Г — продольный разрез коробочки; Д — поперечный разрез коробочки; Е — вскрывшаяся коробочка; Ж — мужской гаметофит; 3 — вершина мужского гаметофита с антеридиями и парафизами; 1 — колпачок; 2 — крышечка; 3 — урночка; 4 — эпифрагма; 5 — перистом; 6 — зачаточный перистом; 7 — спорангий; 8 — колонка; 9 — парафизы; 10 — антеридий

зом, лишен самостоятельности и полностью зависит от гаметофита. Сверху коробочка прикрыта легко опадающим колпачком (остаток архегония) с тонкими, направленными вниз волосками, напоминающими льняную пряжу (отсюда и название растения). Внутри коробочки — в спорангии — происходит образование спор мейозом. При созревании спор колпачок, а затем и крышечка отделяются, и споры высыпаются из отверстий наверху коробочки (урны). Коробочка имеет ряд зубцов — *перистом*, прикрывающих отверстия во влажную погоду. Одинаковые по форме споры (изоспоры) разносятся ветром, а затем попадают в почву и

прорастают в зеленую нить — протонему (типа нитчатой водоросли), на которой из почек формируются листостебельные побеги. Таким образом, эти побеги с протонемой представляют гаметофит, имеющий гаплоидный набор хромосом. На этом цикл замыкается, и все повторяется снова.

ОТДЕЛ ПЛАУНОВИДНЫЕ — LYCOPODIOPHYTES

Плауновидные — один из самых древних отделов высших растений: их ископаемые остатки известны из силурийского периода палеозойской эры. Это были огромные, достигающие в высоту до 40 м и в диаметре до 2 м, растения, которые занимали господствующее положение в растительности всего земного шара. В настоящее время плауновидные являются жителями хвойных лесов и представляют собой многолетние вечнозеленые травы, реже полукустарники, численностью до 1 тыс. видов (четыре рода). Это самые первые сосудистые растения, имеющие хорошо развитые, дихотомически ветвящиеся олиственные побеги. Их листья возникли как поверхностные боковые выросты оси. Все листья мелкие — *микрофилия*, с одной жилкой. Листорасположение супротивное, спиральное и мутовчатое. Плауновидные нарастают за счет верхушечной меристемы, деятельность которой со временем угасает, и таким образом они ограничены в росте. Подземная часть представлена придаточными корнями.

Отдел делится на два класса: равноспоровые *плауновые* (*Lycopodiopsida*) и разноспоровые *полушниковые* (*Isoetopsida*).

КЛАСС ПЛАУНОВЫЕ — LYCOPODIOPSIDA

До настоящего времени сохранились один порядок (*Lycopodiales*), одно семейство (*Lycopodiaceae*), представленное двумя родами, из которых наиболее значим род плаун (*Lycopodium*).

Род плаун (*Lycopodium*) насчитывает около 200 видов, распространенных от арктических областей до тропиков. В тропиках вертикальные стебли плауновидных достигают 1,5 м высоты. Типичным представителем зеленомошных хвойных лесов умеренного пояса Северного полушария является *плаун булавовидный* (*L. clavatum*). Ползучий, дихотомически ветвящийся побег этого вечнозеленого многолетнего травянистого растения достигает 3 м длины. Стебель густо покрыт мелкими линейно-ланцетными листьями. От стебля отходят тонкие придаточные корни, а вверх — дихотомически ветвящиеся вертикальные невысокие побеги. На верхушках побегов к середине лета появляются спороносные колоски булавовидной формы, как правило, по два на одной ножке.

Колосок состоит из споролистиков (спорофиллов), прикрепляющихся к оси и имеющих на верхней стороне почкообразные спорангии на короткой ножке. В спорангиях в результате мейоза образуются гаплоидные споры. Морфологически и физиологически все споры одинаковы (изоспоры): они имеют округло-тетраэдрическую форму, покрыты толстой желтой оболочкой (рис. 5.5).

Споры высыпаются из спорангия и при благоприятных условиях прорастают (примерно в течение 5 лет) в маленький (2—3 мм) заросток — обоеполый клубеньковой формы гаметофит, лишенный хлорофилла (половое поколение). В клетки заростка внедряются гифы грибов. В присутствии гиф почвенного гриба гаметофит, питаясь сапрофитно, медленно растет и развивается в течение 12—17 лет. На верхней стороне гаметофита образуются многочисленные антеридии и архегонии, погруженные в ткань заростка, и только шейки архегониев выдаются наружу. Оплодотворение яйцеклетки, находящейся в архегонии, двужгутиковым сперматозоидом происходит в капельно-жидкой среде. После оплодотворения из зиготы образуется зародыш спорофита, развивающийся в брюшке архегония, а из него — взрослое растение. Взрослое растение плауна является спорофитом и представляет собой бесполое поколение. Некоторые виды плауна содержат парализующий яд, сходный по своему действию с ядом кураре. Очевидно поэтому позвоночные животные не употребляют плауны в пищу.

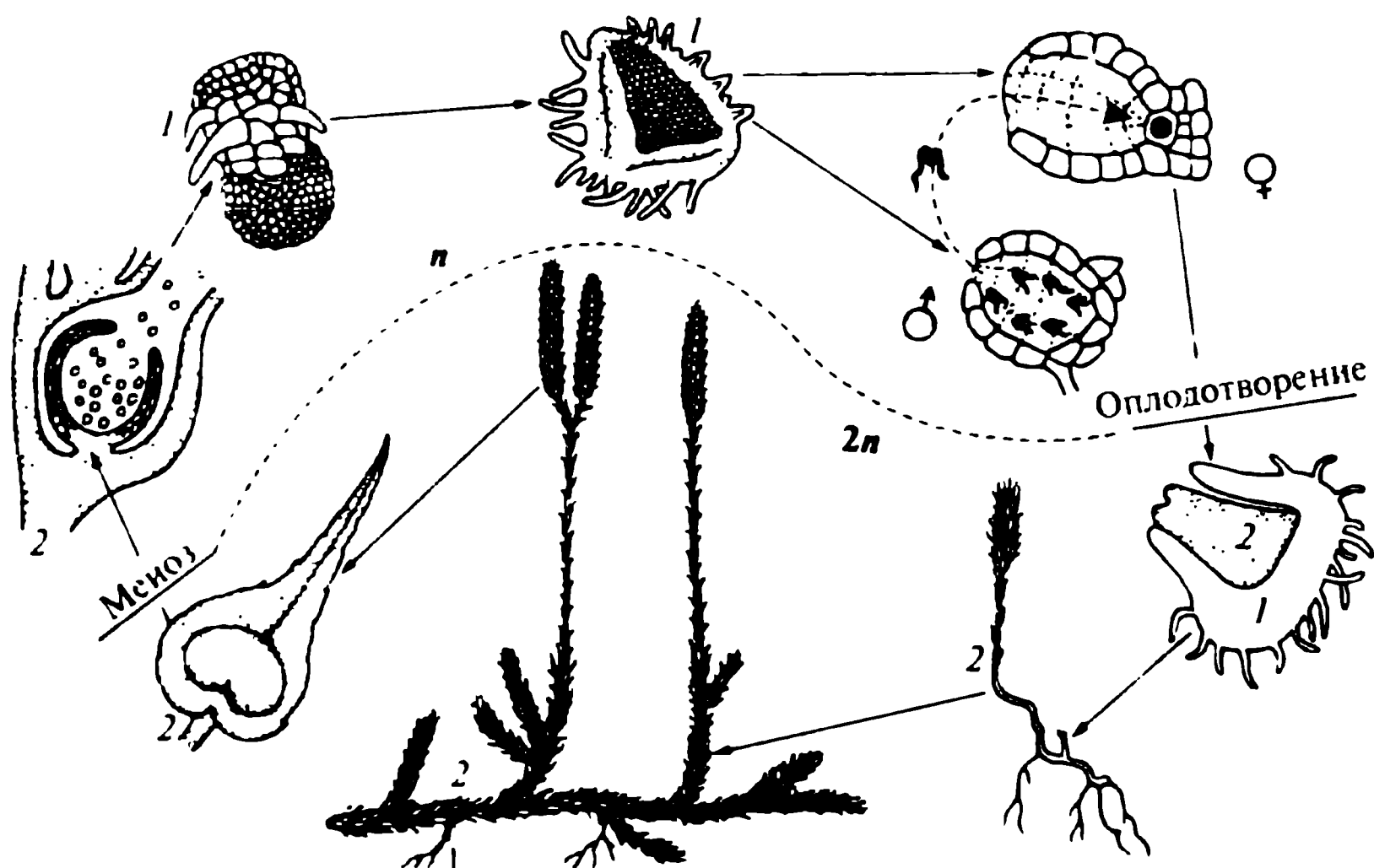


Рис. 5.5. Чередование поколений в жизненном цикле плаунов (*Lycopodium clavatum*):

1 — обоеполый гаметофит; 2 — спорофит

Споры плауна булавовидного содержат до 50 % невысыхающих масел, и поэтому давно использовались в медицине в качестве детской присыпки, а также для обсыпки пилюль.

КЛАСС ПОЛУШНИКОВЫЕ, ИЛИ ШИЛЬНИКОВЫЕ — ISOETOPSIDA

К разноспоровым плаунам относятся два рода: *полушник* (*Isoetes*) и *селагинелла* (*Selaginella*).

Род селагинелла среди современных родов насчитывает около 700 видов, преимущественно тропических. Это нежные многолетние травянистые растения в основном небольших размеров — до 15 см в высоту. Имеются виды с лазающими и вьющимися побегами длиной до 20 м. Они прикрепляются к почве с помощью тонких дихотомически разветвленных корней, образующихся на особых выростах стебля — *ризофорах* (корненосцах).

Селагинеллы — разноспоровые растения. В спороносных колосках (стробилах) в мегаспорангиях образуются по четыре мегаспоры и многочисленные микроспоры в микроспорангиях. При прорастании микроспоры образуется сильно редуцированный мужской заросток (гаметофит), состоящий из маленькой проталлеальной клетки (остаток вегетативного тела заростка) и большой антеридиальной. Антеридиальная клетка дает начало антеридию, где формируются двужгутиковые сперматозоиды. Мужской гаметофит похож на пыльцу семенных растений. Мегаспора развивается в женский гаметофит, состоящий из многоклеточной ткани с архегониями и ризоидами. После оплодотворения яйцеклетки развивается зародыш, состоящий из стебелька, листочков и ризофора. У некоторых видов оплодотворение совершается в колоске, и на почву падает зародыш.

В отличие от плаунов сильная редукция гаметофита, связанная с разноспоровостью, представляет собой основное направление эволюции высших растений.

ОТДЕЛ ПСИЛОТОВИДНЫЕ — PSILOTORPHYTA

Псилотовидные являются представителями влажных тропических и некоторых субтропических областей земного шара.

Псилотовидные представлены одним классом — *Psilotopsida*, одним порядком — *Psilotales* и одним семейством — *Psilotaceae*, включающим два рода: *псилом* (*Psilotum*) и *тмезинтерис* (*Tmesipteris*). Оба рода — просто устроенные многолетние травянистые растения, напоминающие риниофиты.

Псилот имеет дихотомически ветвящиеся побеги с плоским или трехгранным стеблем, не имеющим типичных листьев. К почве прикрепляется с помощью ризоидов, что говорит о его древнем происхождении. Псилот — растение равноспоровое. Споры формируются в спорангиях на концах боковых ветвей. Из споры образуется подземный червеобразный обоеполый гаметофит, имеющий ризоиды и микоризу. На его поверхности располагаются многочисленные антеридии и архегонии. Оплодотворение осуществляется многожгутиковыми сперматозоидами в капельно-жидкой среде.

ОТДЕЛ ХВОЩЕВИДНЫЕ — EQUISETOPHYTES

В геологическом прошлом хвощевидные были весьма разнообразны. Ископаемые хвощевидные (например, древовидные каламиты) достигали в высоту 20 м, в их стволах находили вторичную ксилему. Наряду с древними плауновидными и древовидными папоротниками образовывали леса каменноугольного периода. Современные хвоши — травянистые растения, представленные в растительном мире единственным классом — хвощевые (*Equisetopsida*), одним порядком — *Equisetales*, одним семейством — *Equisetaceae* и одним родом — хвощ (*Equisetum*).

КЛАСС ХВОЩЕВИДНЫЕ — EQUISETOPSIDA

Род хвощ (*Equisetum*) представлен многолетними травянистыми растениями, встречающимися в условиях избыточного увлажнения лесов, полей, лугов, болот. Ранней весной из глубоко залегающих корневищ хвощей вырастают однолетние спороносные побеги, заканчивающиеся спороносными колосками (рис. 5.6). Клетки эпидермы побегов пропитаны кремнеземом. В узлах побегов сидят бурые чешуйчатые листья, срастающиеся своими основаниями в листовое влагалище, и мутовки боковых побегов. Боковые побеги (вместо пленчатых листьев) выполняют ассимилирующую функцию. Спороносные колоски состоят из оси, перпендикулярно которой крепятся щитки — спорангиефоры (видоизмененные боковые побеги), под которыми находятся 6—10 спорангиев, содержащих споры, образующиеся в результате мейоза (рис. 5.7). Вначале щитки сидят плотно, без зазоров, но позднее, к моменту созревания спор, стержень колоска удлиняется. Между щитками образуются промежутки, через которые и высыпаются споры из созревших спорангиев. Шаровидная зеленая спора обморгана четырьмя лентами — элатерами. При подсыхании элатеры

раскручиваются; с их помощью споры объединяются в крупные рыхлые комочки и лучше разносятся потоками воздуха. Попадая во влажную среду, споры прорастают целыми группами заростков, что увеличивает вероятность оплодотворения. Развивающиеся из физиологически различных спор, образуются разнополюе гаметофиты. Заростки очень мелкие (всего несколько миллиметров), имеют вид небольших зеленых рассеченных пластинок с ризоидами. Через 3—5 недель на одних заростках созревают антеридии с многожгутиковыми сперматозоидами, на других — архегоний с яйцеклеткой. Во влажной среде происходит оплодотворение. Из образовавшейся зиготы развивается зародыш, а из него — взрослый спорофит (рис. 5.7, Б).

У разных видов хвощей наблюдается различное строение побегов. Так, у *хвоща полевого* после рассеивания спор весенние неветвящиеся бесхлорофилльные спороносные побеги отмирают, и на смену им вырастают летние зеленые ассимилирующие побеги. У других видов хвощей (*хвоща лесного* и *хвоща лугового*) спороносные колоски образуются на зеленых ассимилирующих побегах (см. рис. 5.6).

Хвощи, быстро размножаясь корневищами, становятся сорняками пастбищ, так как для животных несъедобны. Вследствие

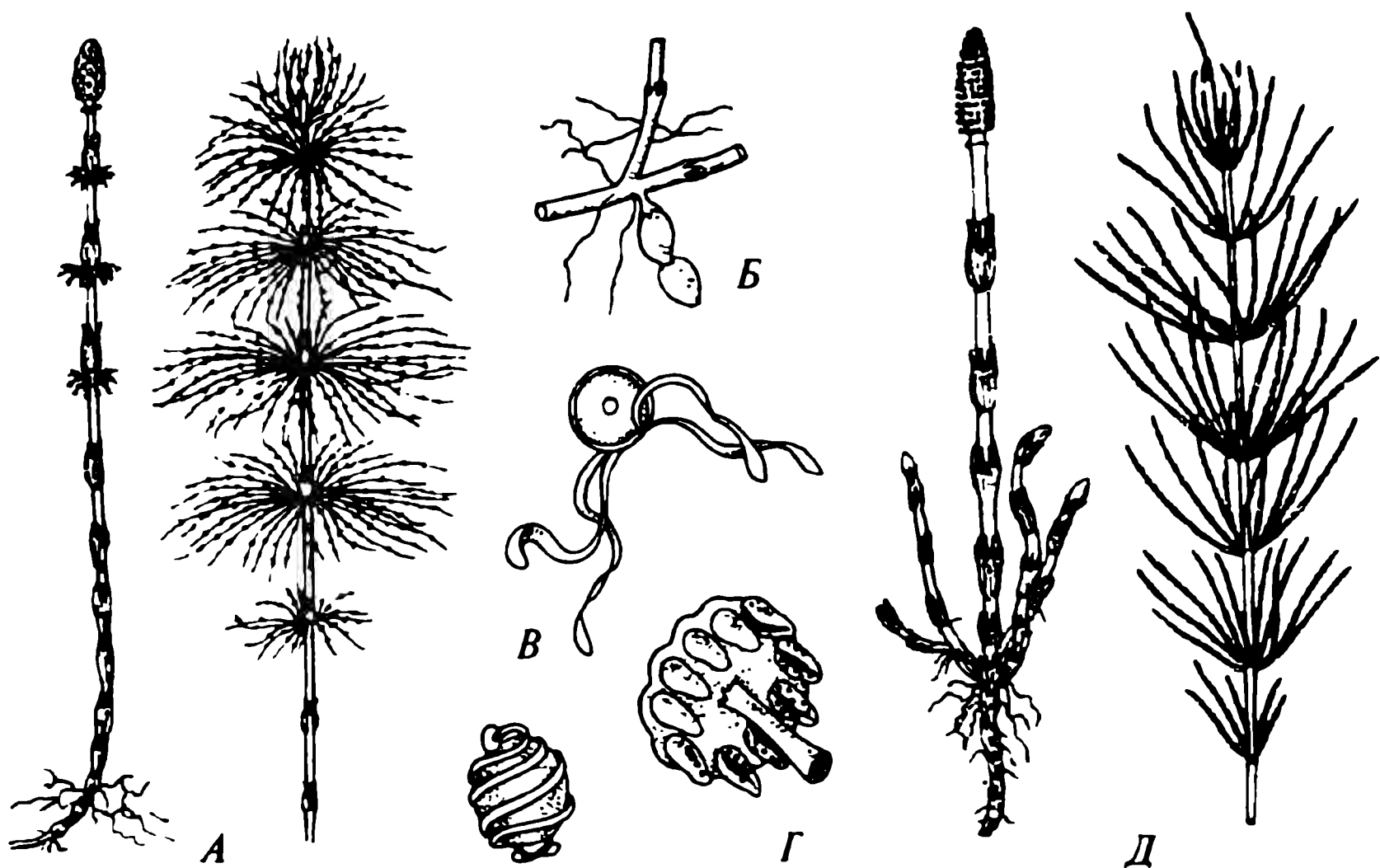


Рис. 5.6. Хвощевые:

А — хвощ лесной (*Equisetum sylvaticum*), спороносный (слева) и вегетативный (справа) побеги; Б — клубеньки на корневище; В — споры с прижатыми и отогнутыми элатерами; Г — спорангиофор со спорангиями; Д — хвощ полевой (*E. arvense*), спороносный (слева) и вегетативный (справа) побеги

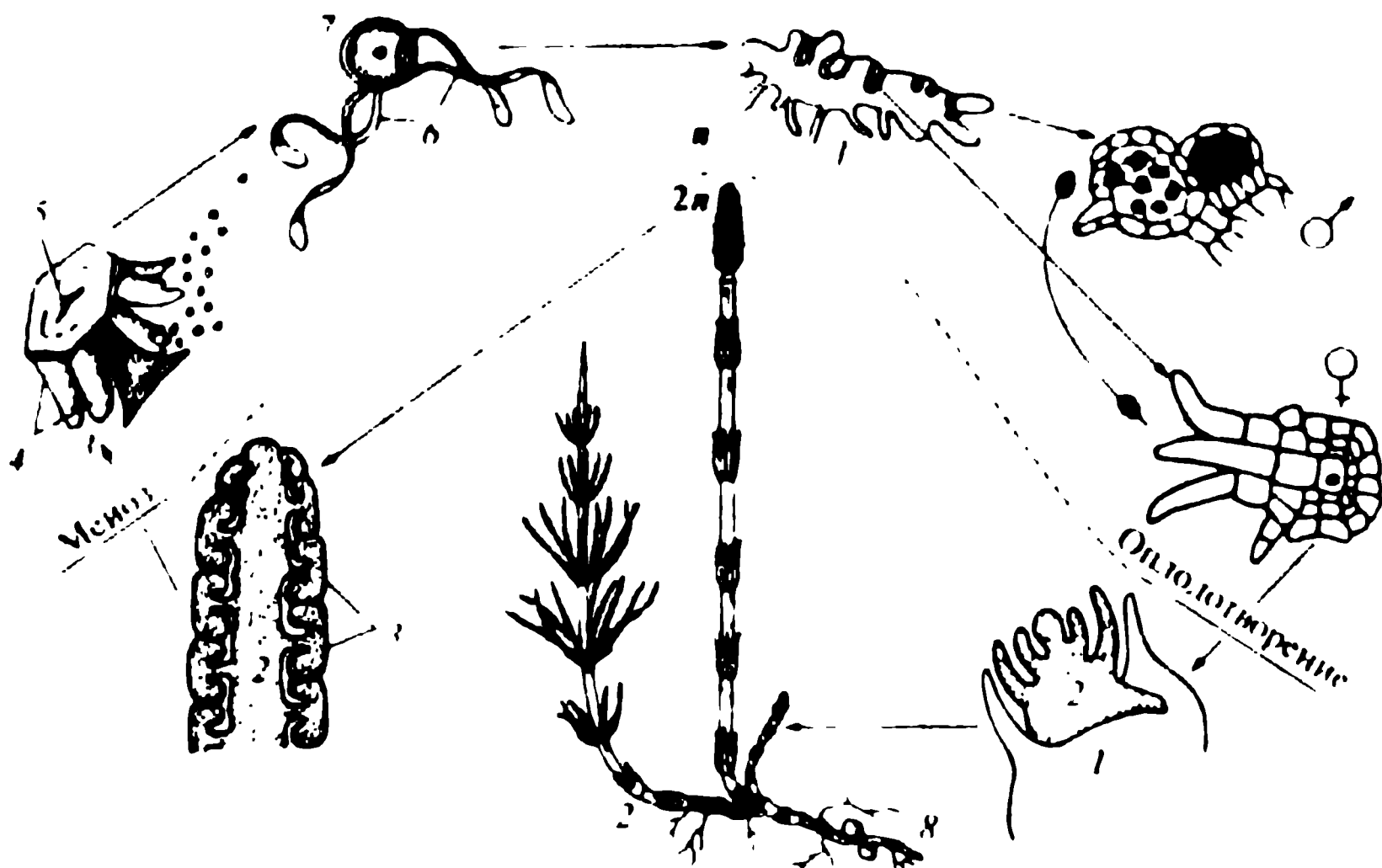


Рис 5.7 Чередование поколений в жизненном цикле хвоща полевого (*E. arvense*):

1 — гаметофит (заросток), 2 — спорофит, 3 — спорангиофор, 4 — спорангии, 5 — щиток спорангиофора, 6 — элатеры, 7 — спора, 8 — клубеньки

содержания сапонинов и алкалоидов хвощи могут вызывать отравления. Хвощ полевой применяют как кровоостанавливающее и мочегонное средство.

ОТДЕЛ ПАПОРОТНИКОВИДНЫЕ — POLYPODIFORMATA

Папоротники относятся к числу наиболее древних групп высших споровых растений. По своему возрасту они уступают только плауновидным и имеют приблизительно один геологический возраст с хвощевыми. Современные папоротники насчитывают около 300 родов (12 000 видов). Папоротники имеют самые разные местообитания, преимущественно в условиях повышенной влажности: в Азии, Австралии, Южной Америке. Наибольшее их разнообразие характерно для влажных тропических лесов. У древовидных тропических форм высота стебля может достигать 25 м.

Для всех папоротников характерно преобладание многолетнего листостебельного спорофита над временно образующимся примитивным гаметофитом.

КЛАСС ПОЛИПОДИОПСИДЫ — POLYPODIOPSIDA

У папоротников нашей флоры таких как орляк (*Pteridium aquilinum*), кочедыжник женский (*Athyrium filix-femina*), щитовник мужской (*Dryopteris filix-mas*) и др., надземный стебель отсутствует, и внешне растение представляет собой пучок листьев — вай, отходящих от хорошо развитого корневища (рис. 5.8). Вайями листья папоротника называют из-за того, что они возникли в результате уплощения крупных ветвей предковых растений. Это доказывается тем, что вайи папоротника долго сохраняют верхушечный рост, образуя характерную разворачивающуюся улитку, что не свойственно листьям. Вайи папоротника дважды (щ. мужской) или трижды (к. женский) перисторассеченные.

Рассмотрим цикл развития папоротника на примере щитовника мужского.

Взрослое растение является спорофитом (бесполое поколение, $2n$). На нижней стороне вайи образуются сорусы — собрания спорангиев на ножках на выросте листа — *плаценте* и снизу прикрытые покрывальцем — *индузием* (рис. 27 цв. вкл.). Стенка спорангия однослойная, состоит из кольца с утолщенными внутренними и радиальными стенками, на $2/3$ охватывающая спорангий и на $1/3$ в устье остается неутолщенной. В спорангиях мейозом образуются гаплоидные споры. При их созревании внешние стенки кольца клеток усыхают, стенка спорангия разрывается поперек в области устья и споры высыпаются. Из спор прорастают гаплоидные заростки, или обоеполые гаметофиты (половое поколение). Заросток представляет собой зеленую сердцевидную пластинку (около 1 см), которая с помощью ризоидов прикрепляется к почве. Между ризоидами формируются антеридии, а позже в области сердцевидной выемки заростка — архегонии, причем брюшко погружено в тело заростка, а шейки выступают на его поверхности. Во время дождя или росы антеридии раскрываются, штопорообразно извитые сперматозоиды с пучком жгутиков проникают в архегонии и оплодотворяют яйцеклетку. Из зиготы развивается зародыш, переходящий со временем (стебелек с листочком и корешок) к самостоятельной жизни спорофита (рис. 5.9).

Значение папоротников велико. Они выступают в роли важнейшего компонента многих лесных сообществ. Корневище щитовника мужского обладает антигельминтным действием, молодые побеги орляка в некоторых странах употребляют в пищу.

Разноспоровые папоротники объединяют в два порядка водных папоротников: *марсилиевые* (*Marsiliales*) и *сальвиниевые* (*Salviniales*).

Род марсилия богат видами (около 90) и встречается на всех материках. В умеренных широтах некоторые виды марсилии культивируют в водоемах ботанических садов или в аквариумах. *Марсилия четырехлопастная* (*Marsilia quadrifolia*) растет в низовьях Волги

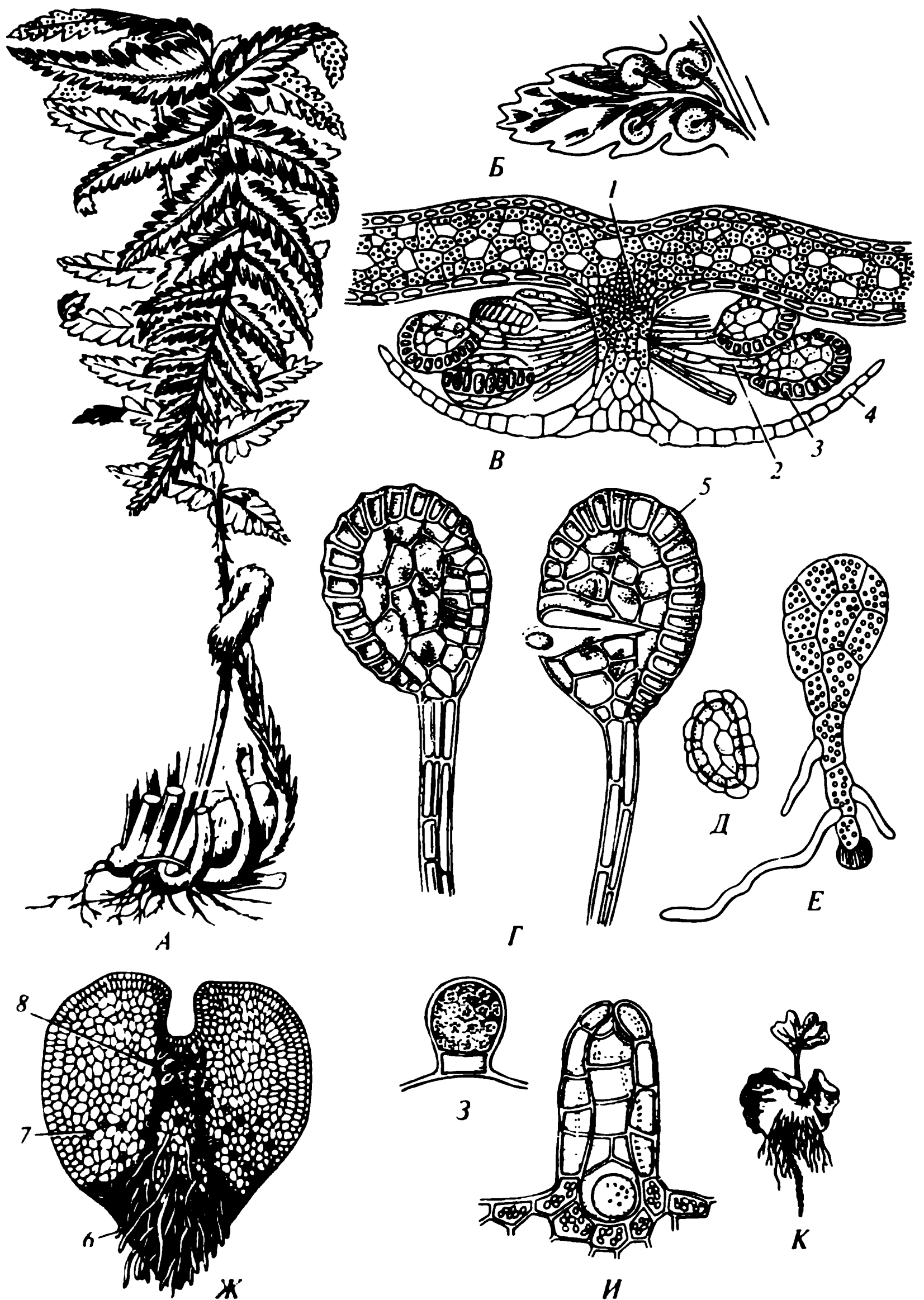


Рис. 5.8. Щитовник мужской (*Dryopteris filix-mas*):

А - спорофит, Б - часть вайи с сорусами; В - поперечный срез через сорус; Г - спорангий, Д - спора, Е - молодой гаметофит; Ж - зрелый гаметофит (заросток); З - антеридий, И - архегоний; К - молодой спорофит; 1 - плацента; 2 - ножка спорангия; 3 - спорангий; 4 - индузий (покрывальце соруса); 5 - кольцо утолщения; 6 - ризоиды; 7 - антеридий; 8 - архегоний

и на Северном Кавказе. Это болотно-водное растение с ползучим корневищем и длинночерешковыми листьями с четырьмя листочками.

Порядок сальвиниевые папоротники представлен двумя родами: *сальвиния* и *азола*.

Сальвиния плавающая (*Salvinia natans*) распространена в озерах и реках Сибири, Дальнего Востока, Кавказа и Средней Азии. Это однолетний водный папоротник небольших размеров (15—20 см) со стелющимися по воде побегами и мутовками листьев (рис. 5.10). В каждой мутовке три листа: два листа цельные, округлой формы, плавающие, с несмачивающейся поверхностью из-за воскового налета; третий лист — подводный, рассечен на нитевидные доли, покрытые жесткими волосками, выполняющий функцию корней.

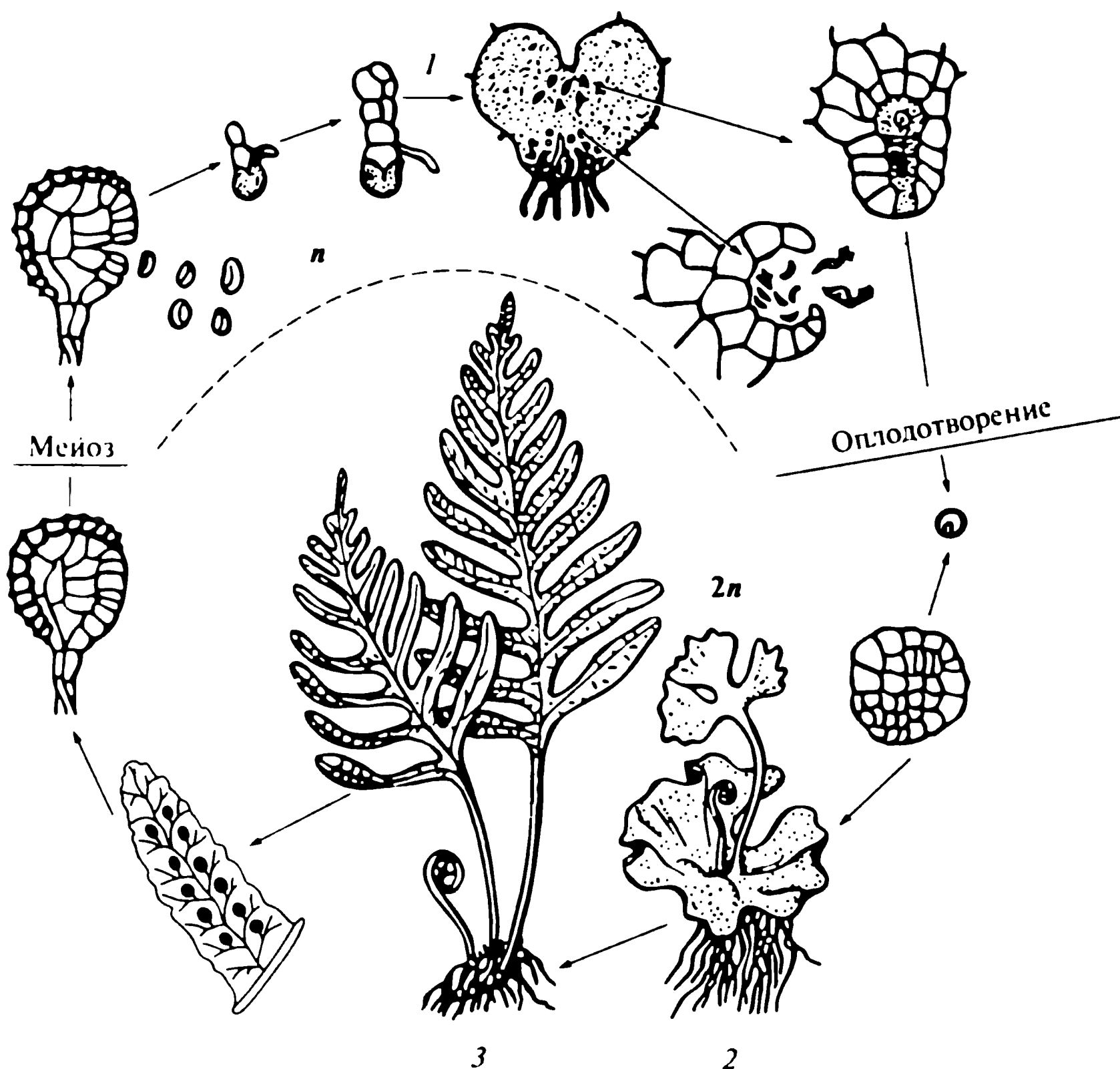


Рис. 5.9. Чередование поколений и смена ядерных фаз у папоротника (*Polypodium* sp.):

1 — гаметофит (заросток); 2 — заросток с развивающимся зародышем; 3 — спорофит



Рис. 5.10. Семейство сальвиниевые. Сальвиния плавающая (*Salvinia natans*):
1 — сорусы

На коротких черешках подводных листьев прикрепляются гроздья шаровидных замкнутых сорусов: в одних — немногочисленные мегаспорангии, в других — многочисленные микроспорангии.

Мужские и женские заростки развиваются внутри спорангиев. Женский заросток развивается из мегаспоры, не покидая мегаспорангия, и представлен маленькой зеленой треугольной пластинкой с 3—5 архегониями. Мужской заросток состоит из двух вегетативных клеток и двух антеридиев с четырьмя сперматозоидами в каждом. При прорастании микроспоры пробивают стенку микроспорангия и освобождаются. Вегетативное размножение осуществляется за счет отделения побегов, образующихся из почек между листьями. В благоприятных условиях сильно разросшаяся сальвиния может мешать хозяйственной деятельности.

Биологическое значение разнospоровости заключается в обеспечении питательными веществами, накопленными в мегаспоре, развивающегося гаметофита.

Азолла (*Azolla*) — тропический мелкий плавающий папоротник. Имеет тонкие ветвящиеся побеги (до 25 см), на которых густо расположены двухлопастные мелкие листья (0,5—1,0 см), а в узлах — придаточные корни. Азолла — разнospоровый папоротник, его развитие сходно с развитием сальвинии. Азолла вступает в симбиоз с азотфиксирующей цианобактерией анабеной (*Anabaena*) и за счет этого может усваивать атмосферный азот. Благодаря этому растение используется в качестве зеленого удобрения при выращивании риса в Японии, Китае, Индокитае.

СЕМЕННЫЕ РАСТЕНИЯ.

ОТДЕЛ ГОЛОСЕМЕННЫЕ — PINOPHYTA

Семенные растения, появившиеся около 360 млн лет тому назад, — это господствующая в настоящее время группа высших растений. Семенные растения подразделяют на два отдела: **голосеменные** — *Pinophyta* (*Gymnospermae*), размножающиеся семенами, но не образующие плодов, и **покрытосеменные** — *Magnoliophyta* (*Angiospermae*) с семенами, заключенными в плоды.

Общее направление эволюции шло в направлении редукции гаметофита и дальнейшего развития спорофита (табл. 6.1).

Семя — новый орган, возникший в процессе эволюции для размножения растений. Семя содержит зародыш будущего растения — спорофита. В состав зародыша входят зародышевый корешок, стебелек, почечка и зародышевые листья (семядоли). Зародыш защищен семенной кожурой и имеет запас питательных веществ, в отличие от одноклеточной споры, в которой запас питательных веществ небольшой, отчего она быстро теряет всхожесть. Семя имеет приспособления для расселения, проходит период

Таблица 6.1. Эволюционные отличия высших споровых и семенных растений

Высшие споровые	Семенные
1. Половой процесс связан с водной средой	1. Независимость полового процесса от водной среды, наличие пыльцевой трубки для процесса оплодотворения
2. Гаметофит свободноживущий	2. Гаметофиты редуцированы, развиваются внутри спорангиев
3. Размножаются одноклеточными спорами	3. Размножаются многоклеточными семенами
4. Равно- и разноспоровые	4. Только разноспоровые
5. Зародыш не имеет покровных оболочек	5. Зародыш находится под покровом оболочек семени

покоя при прорастании, т.е. процесс прорастания наступает при более благоприятных условиях.

В цикле развития спорофит получил полное господство над гаметофитом. Гаметофит крайне редуцирован, утратил самостоятельное существование и полностью зависит от спорофита, на котором он образуется и формируется.

Половой процесс у семенных растений не связан с капельно-жидкой средой. Благодаря такой независимости эти растения получили возможность расселиться по всей поверхности Земли и стать господствующей группой растений. Важным прогрессивным приспособлением, исключая зависимость процесса оплодотворения от водной среды, явилось возникновение в процессе эволюции пыльцевой трубки, доставляющей мужские гаметы к яйцеклетке.

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ОТДЕЛА ГОЛОСЕМЕННЫЕ

Голосеменные — древняя группа растений, появившаяся еще в девоне. Голосеменные, по сравнению с высшими споровыми, представляют собой более высокий уровень организации растений, так как средством для их расселения является — семя. Большинство систематиков считают группу голосеменных естественной группой. По их мнению, все голосеменные произошли от одной из боковых ветвей разноспоровых древнейших папоротникообразных растений.

Особенности строения. Голосеменные растения являются разноспоровыми. Микроспоры образуются в микроспорангиях, находящихся на микроспорофиллах, а мегаспоры — в мегаспорангиях на мегаспорофиллах. Микро- и мегаспорофиллы (спороносные листья) собраны в *стробилы* — собрания спорофиллов на оси — укороченном спороносном побеге. У большинства голосеменных (кроме беннеттитовых) стробилы однополые. Стробилы, образованные только из микроспорофиллов, называются *микростробилами*, а из мегаспорофиллов — *мегастробилами*. Стробилы могут быть одиночными, как у многих саговников, но чаще образуют собрания.

Голосеменные растения, в отличие от хвощей, плаунов и папоротников, размножаются уже не спорами, а семенами, которые располагаются открыто на чешуях шишки. Семена возникают из семязачатков, лежащих на семенных чешуях хвойных или на мегаспорофиллах у других голосеменных.

Новый способ размножения — семенами — оказался наиболее соответствующим наземному образу жизни растений, и только с

его приобретением высшие растения порвали наконец древнюю связь с водной средой, необходимой в момент оплодотворения, и стали вполне сухопутными. У голосеменных растений не стало и ненадежного в условиях наземного существования, отдельно живущего полового поколения — гаметофита, также требующего достаточно влажного субстрата.

Один из наиболее важных признаков всех голосеменных — наличие семязачатка (семяпочки). *Мегаспорангием* в семязачатке является *нуцеллус*, окруженный *защитным покровом интегументом*. Семязачатки открыто располагаются на семенных чешуях (мegasпорофиллах) и дают после оплодотворения *семена* — *орган размножения* голосеменных растений.

Размножение. У голосеменных наблюдается вегетативное и семенное размножение. *Вегетативное* размножение производят искусственно — или черенками у некоторых кипарисовых, или отводками (например, у пихты). Характерные особенности *семенного* размножения (рис. 6.1) голосеменных растений рассмотрим на примере сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris*).

Сосна является однодомным, разнospоровым растением (спорофитом). На одном растении сосны образуются мужские шишки с микроспорангиями и женские — с мегаспорангиями.

Микроспорогенез и микрогаметогенез. В мае у основания молодых побегов сосны образуются пучки желтоватых мужских шишек — стробилов. У каждой шишки есть ось, к которой спирально прикрепляются микроспорофиллы (рис. 28 цв. вкл.). Каждый микроспорофилл на нижней стороне имеет по два *пыльцевых мешка* — *микроспорангия*. Вначале в пыльцевых мешках находятся диплоидные материнские клетки спор (микроспороциты), из которых весной в результате мейоза образуются гаплоидные *микроспоры*. При этом из одной диплоидной материнской клетки образуются четыре гаплоидные микроспоры. Микроспора одноядерна, покрыта двумя оболочками — *интиной* (внутренней) и *экзиной* (наружной); она несет два воздухоносных мешка, возникающих в результате отслоения экзины от энтины. Экзина образуется за счет материала клеток, выстилающих микроспорангии. Она толстая, слоистая, кутинизированная и содержит стойкие углеводы *спорополленины*. Интина, образующаяся позднее, тонкая и нежная, и состоит из пектиновых веществ.

Далее происходит процесс *микрогаметогенеза* — образование пыльцевого зерна (мужского гаметофита). Микроспора начинает делиться, т. е. преобразуется в мужской заросток (пыльцу), но при этом не покидает *микроспорангия*. Ядро микроспоры притерпевает митоз, благодаря чему образуются две клетки. Одна клетка дает две вегетативные проталлиальные клетки, которые вскоре исчезают. Из другой клетки в результате митоза образуются *антеридальная* и *вегетативная* клетки. У пыльцы от микроспоры сохра-

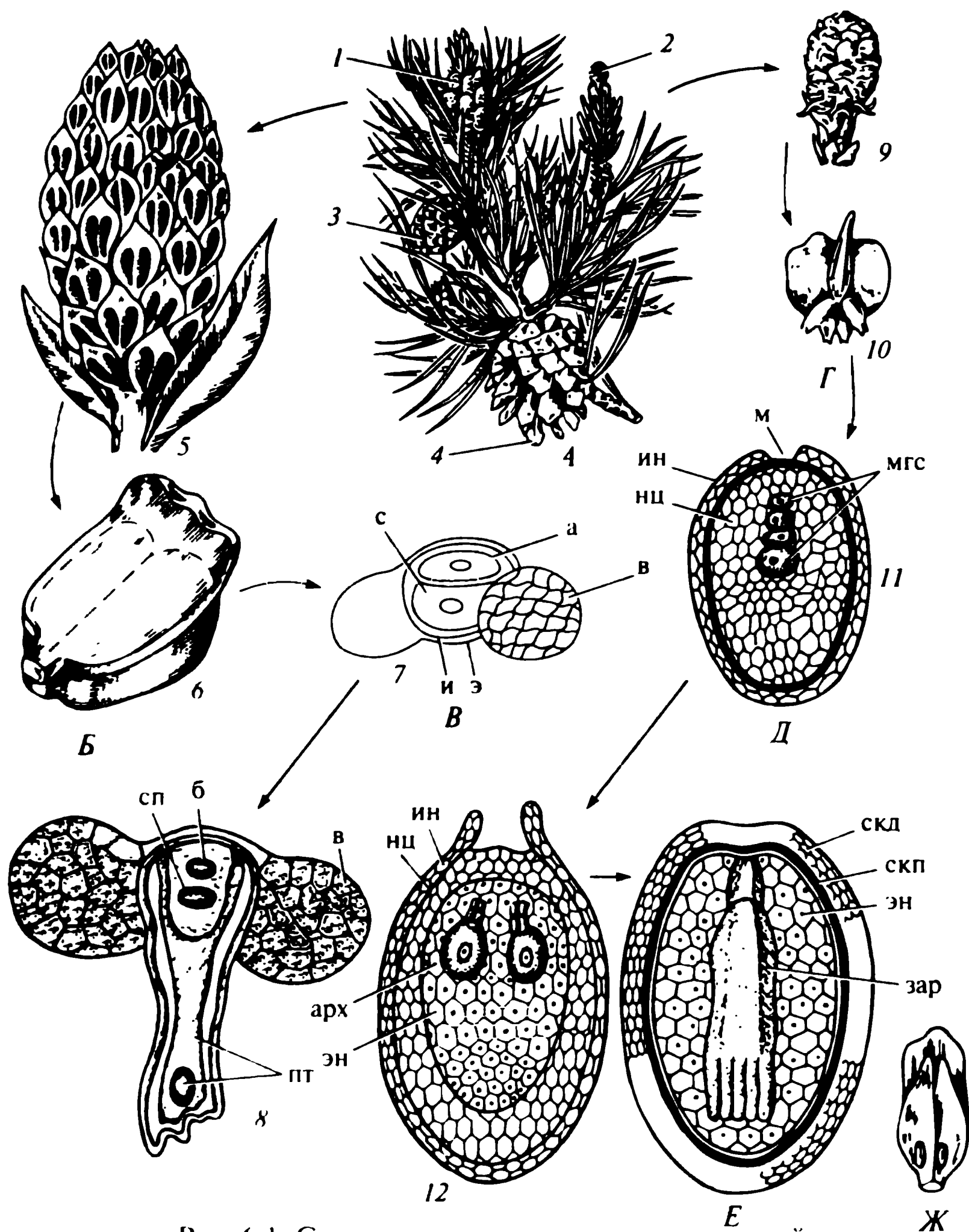


Рис. 6.1. Семенное размножение сосны лесной:

А — ветка сосны с мужскими (1) и женскими (2—4) шишками: 2 — первого года жизни; 3 — второго года жизни после опыления; 4 — зрелая с высыпавшимися семенами. Б — мужская шишка: 5 — общий вид; 6 — микроспорофилл с двумя микроспорангиями. В — пылится (мужской гаметофит): 7 — строение; 8 — прорастание (э — экзина, и — интина, в — воздушные мешки; а — антеридиальная клетка; с — сифоногенная клетка трубки; б — ядро базальной клетки; сп — ядро сперматогенной клетки; пт — пыльцевая трубка); Г — женская шишка: 9 — общий вид; 10 — семенная чешуя с двумя семязачатками; Д — семязачаток. 11 — после образования мегаспор (ин — интегумент; м — микропиле; нц — нуцеллус; мгс — мегаспоры), 12 — после развития женского гаметофита (эн — эндосперм; арх — архегонии). Е — семя (скд — семенная кожура деревянистая; скп — семенная кожура пленчатая; зар — зародыш); Ж — семенная чешуя с семенами

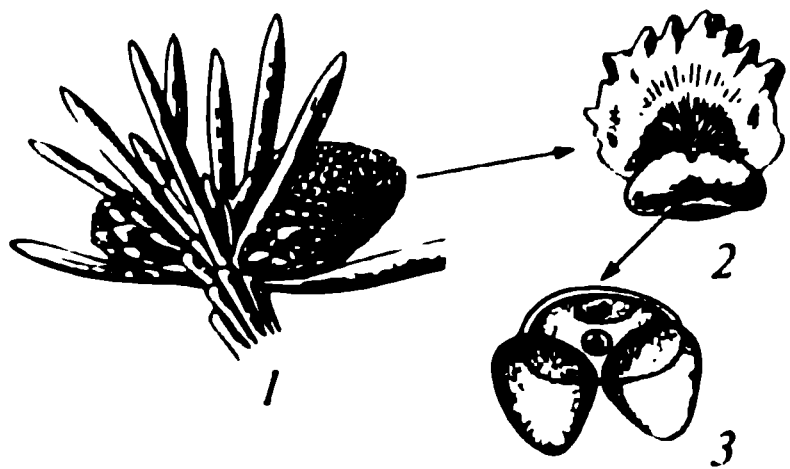


Рис. 6.2. Образование пылыны (мужского гаметофита) у голосеменных.

1 — мужская шишка; 2 — микроспорофилл с микроспорангиями. 3 — пыльца с двумя воздушными мешками

няются две оболочки (экзина и интина), два воздухоносных мешка и образуются две новые клетки — вегетативная и антеридиальная. Таким образом, у голосеменных растений образуется *пыльца*, которая и является *мужским гаметофитом*.

Антеридиальная клетка в дальнейшем формирует мужские половые гаметы — спермии, а более крупная *вегетативная клетка*, которая является телом мужского гаметофита, формирует впоследствии пыльцевую трубку (рис. 6.2).

При вскрытии пыльцевого мешка (обычно в мае — начале июня) двуклеточная пыльца высыпается наружу и ветром переносится на женскую шишку. Воздушные мешки облегчают перенос пыльцы ветром. Дальнейшее развитие мужского гаметофита происходит после опыления, т. е. на женских шишках внутри семязачатка.

Мегаспорогенез и мегагаметогенез. Женские шишки (собрания мегастробиллов) также образуются весной на верхушках молодых побегов. Женская шишка — это группа укороченных видоизмененных боковых побегов, состоящих из наружных кроющих чешуй и внутренних семенных чешуй, являющихся видоизмененными мегаспорофиллами. У основания каждой семенной чешуи находятся два семязачатка.

Молодой семязачаток состоит из центральной многоклеточной части — нуцеллуса и окружающего его покрова интегумента. Интегумент вырастает из основания нуцеллуса, так называемой халазы, и растет снизу вверх. Он срастается с нуцеллусом. Лишь около вершины, обращенной к оси шишки, интегумент имеет отверстие, называемое микропиле, или пыльцевходом. *Нуцеллус* является *мегаспорангием*, а *интегумент* — *новым образованием*, не встречавшимся ранее.

В начале развития семязачатка нуцеллус состоит из однородных диплоидных клеток. Через месяц после опыления в средней части нуцеллуса обособляется одна материнская археспориальная клетка. Она мейотически делится с образованием четырех гаплоидных мегаспор. Далее три из них отмирают, а одна остается способной к развитию. На этом заканчивается мегаспорогенез и начинается *мегагаметогенез*.

Мегаспора многократно делится митозом, в результате чего образуется новая ткань — *эндосперм*, являющийся *женским гаметофитом*. Из двух наружных клеток эндосперма, ориентированных к микропиле, формируются два архегония — женские органы полового размножения (рис. 6.3). Этот процесс продолжается в течение года.

Опыление. С помощью ветра и воздушных мешков пыльца из мужских шишек переносится на семязачатки. Пыльца улавливается каплями густой жидкости, заполняющей пространство между нуцеллусом и интегументом и выступающей через микропиле. Эта жидкость, подсыхая, затягивает пыльцу внутрь семязачатка на нуцеллус (в пыльцевую камеру). После опыления микропиле зарастает. Семенные чешуйки женской шишки смыкаются, затем одревесневают, обеспечивая тем самым защиту семязачатка. Мужской гаметофит продолжает развиваться уже на мегаспорангии.

Оплодотворение. Примерно через 13 месяцев после опыления экзина лопается, и вегетативная клетка, окруженная интиной, развивается в пыльцевую трубку, которая внедряется в ткань нуцеллуса и растет в направлении архегония. Пыльцевая трубка растет очень медленно, и оплодотворение происходит только после перезимовки. Антеридиальная клетка делится и образует две клетки — клетку ножки антеридия и генеративную (спермагенную) клетку. Функция клетки-ножки до сих пор пока не выяснена. Генеративная клетка перемещается в пыльцевую трубку, по которой и достигает архегония. Образование из спермагенной клетки двух спермиев, лишенных жгутиков, происходит непосредственно перед оплодотворением. Один из спермиев сливается с ядром яйцеклетки архегония, а второй отмирает. Так же отмирает и второй архегоний. Весь процесс оплодотворения протекает примерно в течение года.

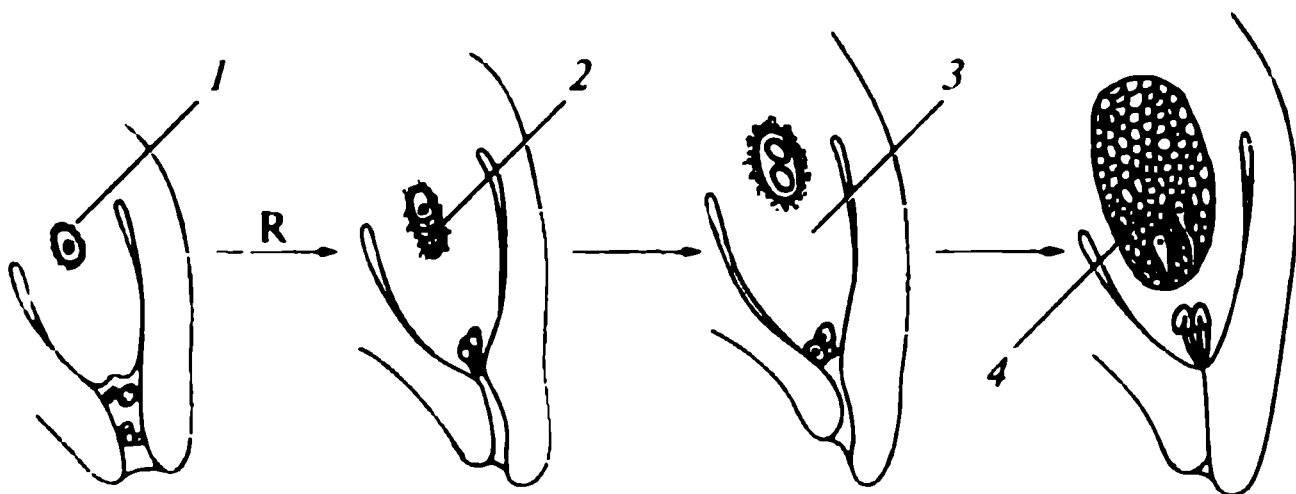


Рис. 6.3. Мегagamетогенез сосны обыкновенной:

1 — археспориальная клетка; 2 — тетрада мегаспор; 3 — деление мегаспоры; 4 — женский гаметофит (эндосперм), развившийся из мегаспоры

Развитие зародыша. Из образовавшейся зиготы развивается зародыш, и развитие его идет за счет запасных продуктов эндосперма, который называют первичным. Сформированное семя сосны соединяет в себе *гаметофит* (n) и *спорофит* ($2n$). Одна часть семени — первичный эндосперм (n) — представляет собой *женский гаметофит* (n). Другая часть семени — *зародыш* ($2n$) — зачаток дочернего спорофита ($2n$). Зародыш состоит из корешка, стебелька, нескольких семядолей и почечки. Твердая *кожура* семени ($2n$) — это бывший интегумент семязачатка; к кожуре прилегает тонкий слой *перисперма* (бывшая ткань нуцеллуса $2n$). Кожура и перисперм являются обособленной частью материнского спорофита (см. рис. 6.1).

Семена созревают осенью, на второй год после опыления, и разбрасываются по снегу зимой. Шишки к этому времени достигают длины 4—6 см, чешуи одревесневают, из зеленых они становятся бурыми. Следующей весной чешуйки расходятся и семена высыплются. Семя сосны снабжено легким крылышком, образовавшимся из тканей семенной чешуи. Благодаря крыловидному придатку семена разносятся ветром на большие расстояния, а затем прорастают на почве и дают новые растения сосны. Первые семена в лесу сосна начинает давать лишь в возрасте 40 лет.

Голосеменные растения подразделяют на следующие классы:

- 1) семенные папоротники — *Leginopteridopsida*;
- 2) саговники — *Cycadopsida*;
- 3) беннеттитовые — *Bennettitopsida*;
- 4) гнетовые — *Gnetopsida*;
- 5) гинкговые — *Ginkgoopsida*;
- 6) хвойные — *Pinopsida*.

КЛАСС СЕМЕННЫЕ ПАПОРОТНИКИ — LEGINOPTERIDOPSIDA

Семенные папоротники известны как ископаемые растения и наиболее примитивные голосеменные. Они похожи на современные папоротники по внешнему виду, но размножение их происходило с помощью семян. Это были высокие и низкие деревья, а также лианы с сильно разрезанными крупными листьями, по краям долек которых находились семена. Корни еще только придаточные.

Одни ученые считают, что семенные папоротники являются предками современных голосеменных и даже покрытосеменных растений; по мнению других, семенные папоротники — предки современных гинкго, а с покрытосеменными прямого родства не имеют. Остатки семенных папоротников участвовали в образовании каменного угля.

КЛАСС САГОВНИКИ — CYCADOPSIDA

Расцвет саговников наступил в юрском периоде, а в настоящее время их насчитывается около девяти родов (130 видов), относимых к одному семейству. По видовому богатству они занимают второе место среди голосеменных (после хвойных), распространены в тропиках и субтропиках. Это вечнозеленые двудомные деревья с колонновидными (высотой от 1—7 до 20 м) или короткими бочонковидными, либо клубневидными стволами (рис. 6.4). Саговники похожи на пальмы, так как на вершине ствола у них имеется розетка крупных перистых листьев. Листья вырастают через один или два года, а остатки их черешков оставляют на стебле чешуйчатый, шершавый панцирь. У саговников впервые в процессе эволюции появился главный корень, а боковые корни притерпевают еще дихотомическое ветвление. Саговники вступают в симбиоз с азотфиксирующими цианобактериями, благодаря чему улучшают свое азотное питание. Спорофиллы собраны в однополые стробилы, часто крупные (до 1 м), массой до 40 кг. Оплодотворение происходит с помощью крупных (до 0,3 мм) многожгутиковых сперматозоидов, видимых невооруженным глазом. Семе-



Рис. 6.4. Саговниковые:

А — саговник поникающий (*Cycas revoluta*); Б — замия кремнистая (*Zamia silicea*): заметны два стробила

на обычно большие (3—4 см), снаружи мясистые, распространяются животными. Наиболее известен *саговник поникающий* (*Succas revoluta*) родом из Японии. На мужских экземплярах микроспорофиллы образуют крупные стробилы, на женских экземплярах желто-бурые мегаспорофиллы рыхло скучены у верхушки, с двумя-шестью семязачатками. После оплодотворения сперматозоидами образуются оранжево-красные крупные семена. В стебле хорошо развита сердцевина, богатая крахмалом, который, подобно эндосперму семян, используют для получения крупы саго. Многие саговники разводят как декоративные.

КЛАСС БЕННЕТТИТОВЫЕ — BENNETTITOPSIDA

Класс беннеттитовые также относится к ископаемым формам эпохи мезозоя. По мнению некоторых ботаников (например, С. В. Мейена), беннеттитовые являются предками цветковых и по внешнему виду похожи на саговниковые. Большинство беннеттитовых имели обоеполые стробилы, напоминающие по строению цветков покрытосеменных. Снизу стробил был окружен листьями, сходными с околоцветником цветковых растений. Выше по оси располагались многочисленные микроспорангии на перистых микроспорофиллах. В центральной конической части находились семязачатки на палочковидных мегаспорофиллах. Семязачатки прикрывались стерильными спорофиллами. Семена имели две семядоли и хорошо сформированный зародыш (рис. 6.5).

КЛАСС ГИНКГОВЫЕ — GINKGOOPSIDA

Единственным современным представителем этого класса является реликтовое растение *гинкго двулопастный* (*Ginkgo biloba*). Это растение называют живым ископаемым, так как его ближайшие предки вымерли десятки миллионов лет назад. После оледенений гинкго в диком состоянии сохранилось только в Китае (Сычуань), но широко культивируется как декоративное дерево в парках внетропической зоны. Это высокое листопадное дерево, достигающее в высоту 40 м и более 4,5 м в диаметре. Листья черешковые, имеют характерную веерообразную лопастную пластинку с дихотомически ветвящимися жилками, ежегодно опадающие. Гинкго — двудомное растение. В пыльце гинкго во время ее прорастания образуются два подвижных многожгутиковых сперматозоида, а не два спермия, как у других голосеменных. На женских деревьях висят фактически семязачатки, а не семена. Пыльца в них попадает весной, а оплодотворение откладывается до поздней осени, когда семязачатки опадут.

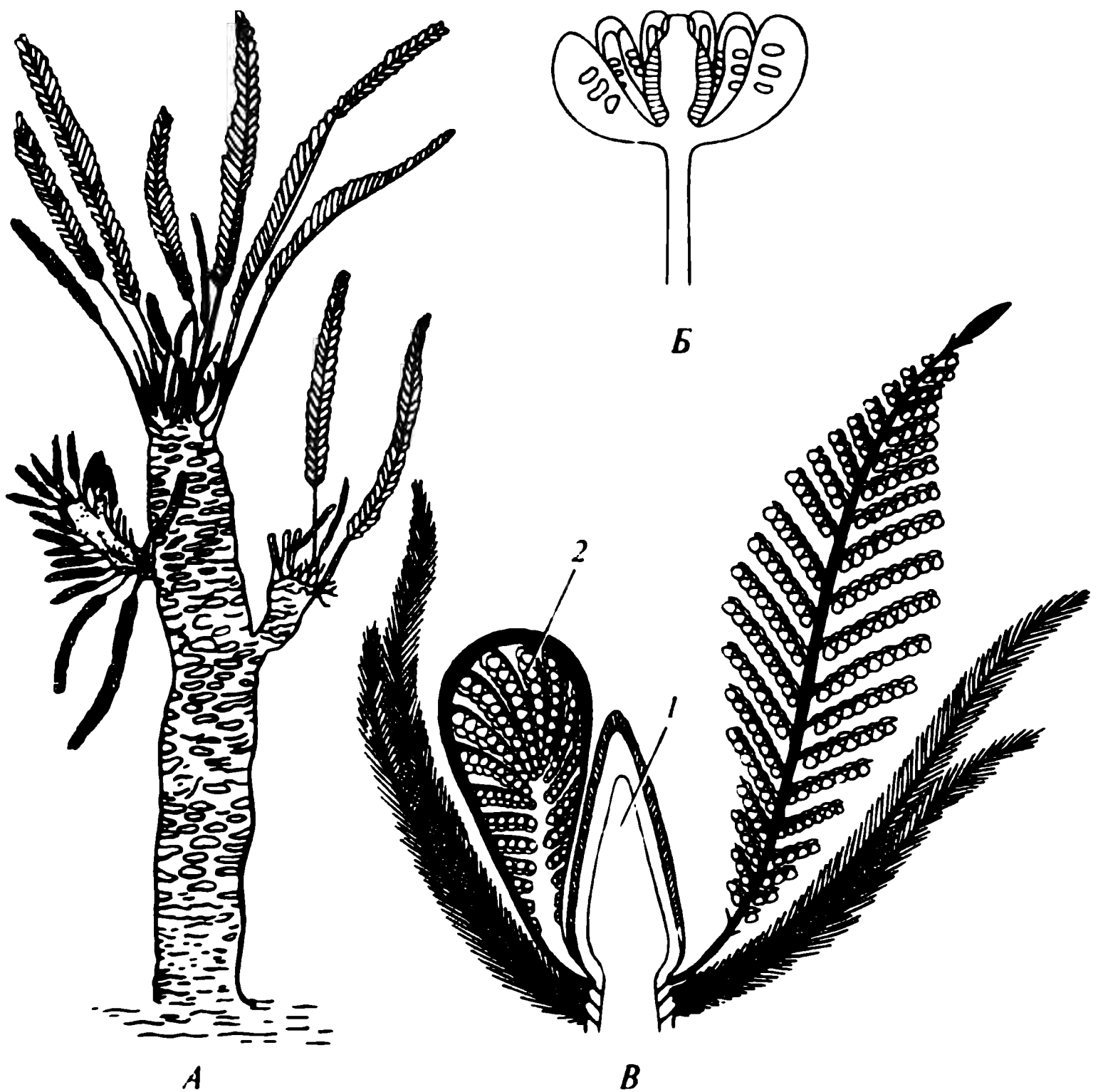
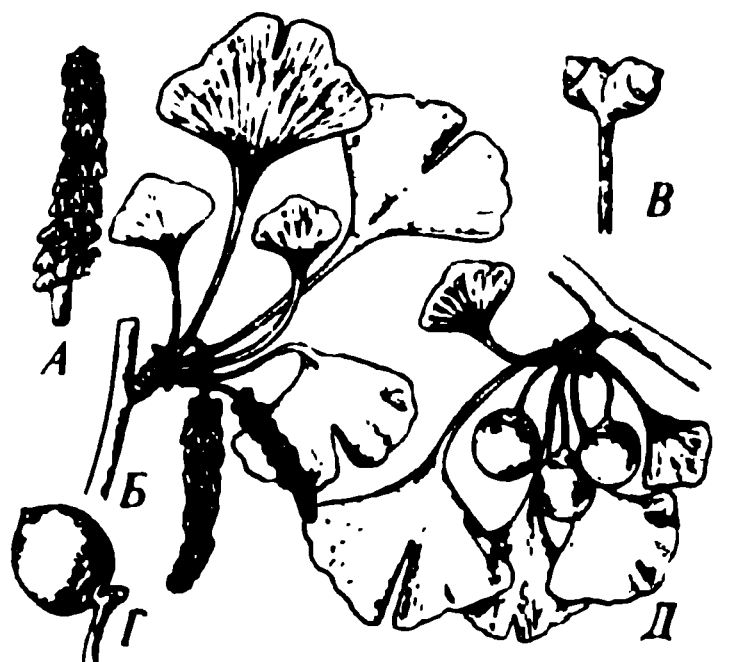


Рис. 6.5. Беннеттитовые:

А — вильямсония (*Williamsonia*), общий вид; Б — обоеполый стробил вильямсонии корончатой (*Williamsoniella coronata*) в разрезе; В — обоеполый стробил саговниковых (*Cycadeoidea*) в разрезе; 1 — семяложе с семязачатками (семенами), 2 — микроспорофиллы со спорангиями

Рис 6.6. Гинкго двулопастный (*Ginkgo biloba*):

А — микростробил, Б — укороченный побег с микростробилами; В — метастробил с молодыми семязачатками. Г — зрелое семя; Д — укороченный побег с метастробилами



После опыления и оплодотворения сперматозоидами образуются семена — крупные, округлые, с сочным и мягким съедобным наружным покровом. Зародыш имеет две семядоли, которые при прорастании остаются в земле. В настоящее время гинкго разводится на Кавказе и в Крыму как декоративное растение (рис. 6.6).

В генеративной сфере гинкго имеет определенное родство с саговниками, по строению листового аппарата — с папоротникообразными, по анатомии древесины — с хвойными. Наличие у сухопутных деревьев — саговников и гинкго — в половом процессе активнодвигающихся в жидкой среде жгутиковых сперматозоидов эволюционно сближает их с высшими споровыми растениями. У других рассматриваемых представителей голосеменных растений мужские гаметы полностью утрачивают подвижность.

КЛАСС ГНЕТОВЫЕ — GNETOPSIDA

Класс гнетовые включает три порядка, содержащих по одному семейству: *гнетовые* (*Gnetales*), *эфедровые* (*Ephedrales*) и *вельвичиевые* (*Velwitschiales*). Первые ископаемые остатки гнетовых (пыльца эфедры) найдены лишь в третичных отложениях кайнозоя. Гнетовые называют еще оболочкосеменными, так как они имеют похожий на околоцветник покров вокруг микро- и мегаспорофиллов. Существует мнение, что все три порядка представляют независимые ветви эволюции.

Гнетовые двудомные кустарники и лианы с супротивными листьями разной величины. Семязачатки у них с длинными микропилярными трубками, образованными вытянутым интегументом. От остальных голосеменных их отличают: наличие сосудов во вторичной ксилеме, дихазальное ветвление собраний стробилов, а также отсутствие архегониев у гнетума и вельвичии. Слияние в процессе оплодотворения второго спермия с ядром брюшной канальцевой клетки (прообраз двойного оплодотворения) сближает гнетовых с покрытосеменными растениями.

Порядок гнетовые (*Gnetales*)

Единственный род *гнетум* (*Gnetum*) насчитывает около 30 видов, обитающих во влажных тропических лесах. большей частью это деревянистые лианы, редко кустарники или небольшие деревья. Листья широкие, кожистые, с сетчатым жилкованием, напоминающие листья покрытосеменных. *Гнетум гнемон* (*G. gnemon*) из Юго-Восточной Азии дает съедобные семена, используемые

местным населением в пищу так же, как молодые листья и стробилы.

Порядок эфедровые (*Ephedrales*)

Единственный род *Эфедра* (*Ephedra*) объединяет 40 видов сильноветвистых вечнозеленых безлистных кустарников и кустарничков, напоминающих хвощи (рис. 6.7). *Эфедра* — обитатель засушливых и пустынных областей Евразии и Америки. Это двудомное растение, реже — однодомное.

На мужских растениях образуются шаровидные скопления микростробилов, собранные в округлые колоски. На короткой оси колоска расположены от двух до восьми пар супротивных, кроющих, чешуевидных листьев. Несколько нижних пар кроющих листьев стерильны, в пазухах остальных расположены микроспорофиллы с 1—8 микроспорангиями.

На женских растениях расположены женские стробилы, несущие один верхушечный семязачаток, окруженный мясистым ме-

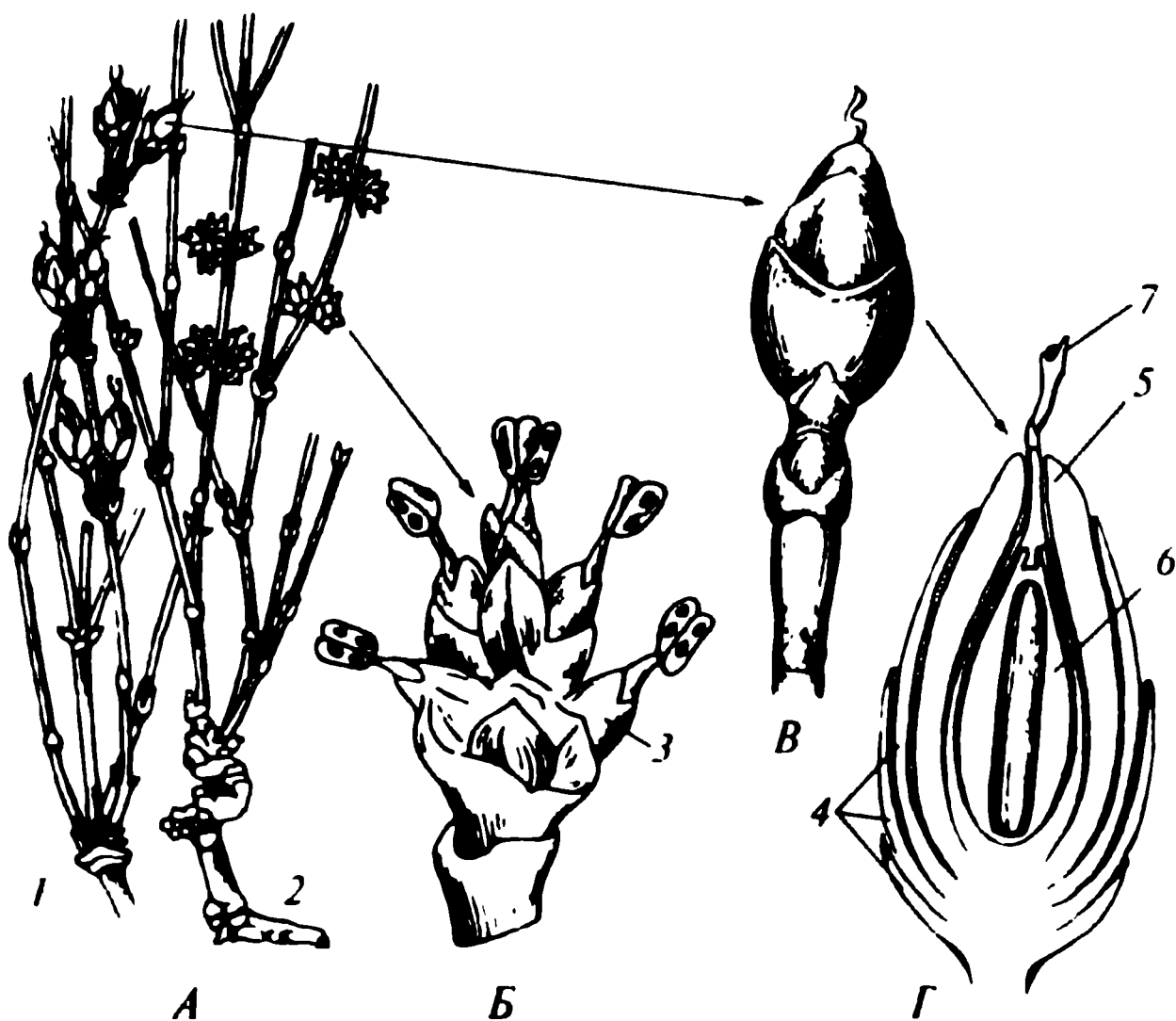


Рис. 6.7. *Эфедра двухколосковая* (*Ephedra distachya*):

А — общий вид репродуктивных побегов; *Б* — собрание микростробилов; *В* — мегастробил; *Г* — продольный срез через мегастробил; 1 — побег женского растения, 2 — побег мужского растения; 3 — микростробил; 4 — кроющие чешуи, 5 — наружный интегумент, 6 — семязачаток; 7 — внутренний интегумент, образующий микропиларную трубку

шочкообразным покровом. После оплодотворения яйцеклетки одного из архегониев появляется семя, окруженное мясистыми покровами бывшего интегумента и кроющими чешуями. Внешне это напоминает плод «ягоду» ярко-оранжевого цвета. Это привлекает животных, поедающих и распространяющих семена. В нашей флоре имеется десять видов эфедры.

Эфедрa хвощевая (*E. equisetina*) и *эфедрa двухколосковая* (*E. distachia*) служат источником сырья для получения алкалоида эфедрина, применяемого как средство, возбуждающее центральную нервную систему, а также при лечении насморка, бронхиальной астмы.

Порядок вельвичиевые (*Welwitschiales*)

Единственный род и вид — *вельвичия удивительная* (*Welwitschia mirabilis*) (рис. 6.8). Растет в каменистых пустынях Юго-Западной Африки, в основном в пустыне Намиб. Это дерево-карлик с низким и толстым (диаметр до 1,2 м) стволом, напоминающим обрубок, почти полностью скрытый в почве. Над землей выступает не более чем на 0,5 м массивный вогнутый диск, от которого отходят ветви со стробилами и два листа. Супротивные кожистые листья непрерывно нарастают основанием (длина 2 — 3 м, иногда до 8 м, ширина до 1,8 м), а у взрослых растений они разрываются на ленты. Листья сохраняются в течение всей жизни растения, которая длится несколько столетий (у некоторых 2000 лет и более). Семена могут находиться в покое много лет. Вельвичия — ярко выраженный ксерофит, имеющий многочисленные устьица на обеих сторонах листа для поглощения влаги. Это редкое реликтовое растение, нуждающееся в охране.

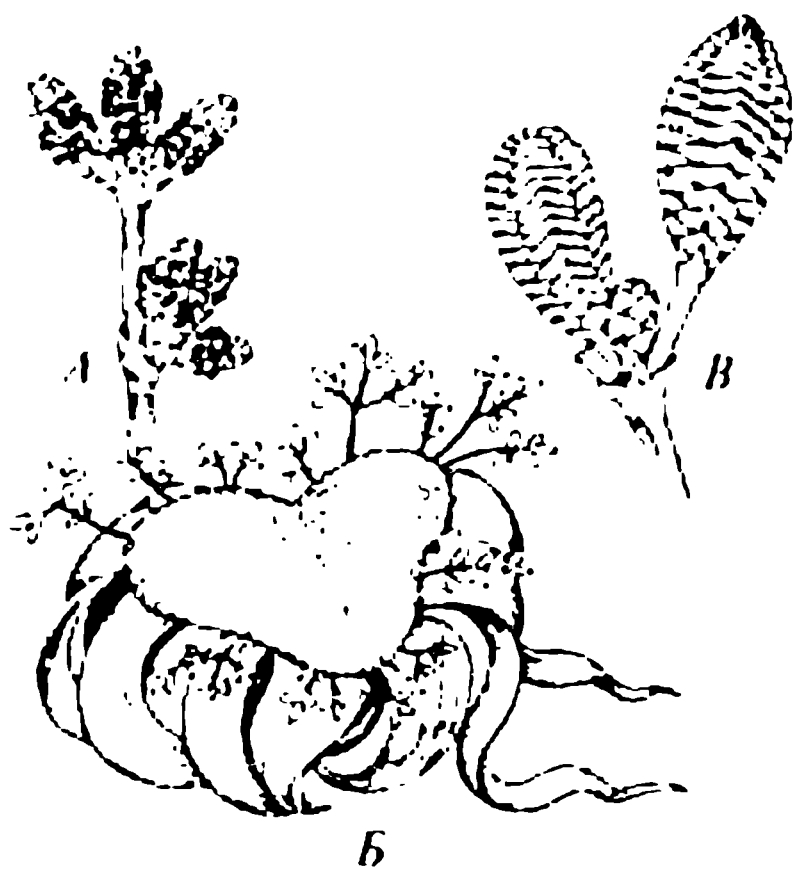


Рис. 6.8. Вельвичия удивительная (*Welwitschia mirabilis*):

А — собрание микростробилон; Б — общий вид растения; В — часть собрания мегастробилон

КЛАСС ХВОЙНЫЕ — PINOPSIDA

Представители класса хвойные известны в карбоне, а в юрском периоде они достигли наибольшего разнообразия. Включает *подкласс хвойные (Pinidae)*, являющийся наиболее сохранившейся и самой многочисленной группой голосеменных растений (около 560 видов). На территории России встречаются представители 8 родов, свыше 50 видов. Хвойные образуют обширные леса в Северном полушарии, на огромной территории Евразии и Северной Америки, распространены они и в умеренных областях Южного полушария, на всех континентах, кроме Антарктиды.

Наибольшее число видов встречается у родов сосна (*Pinus*), пихта (*Abies*) и ель (*Picea*). Все хвойные — деревья или кустарники, как правило, с игольчатыми (ель), чешуевидными (туя, кипарис) или эллиптическими листьями (подокарп). Большинство растений — вечнозеленые, но встречаются и листопадные, например лиственница (*Larix*), а у некоторых (болотный кипарис) опадают даже годичные побеги.

Представители подкласса хвойные — одни из самых крупных растений как среди голосеменных, так и в растительном мире в целом. Их корневая система представлена главными и боковыми корнями; придаточные корни встречаются очень редко, только у примитивных представителей. Корневая система с микоризой, преимущественно из базидальных шляпочных грибов. Анатомическое строение корня сходно с покрытосеменными растениями.

Хвойные имеют, как правило, мощные моноподиально ветвящиеся стволы и компактные кроны. Анатомическое строение стеблей отличается сильно развитой древесиной и менее развитыми корой и сердцевинной. За счет камбия обеспечивается вторичный прирост стебля. Древесина состоит на 90 — 95 % из трахеид с окаймленными порами, плохо развитой древесинной паренхимой (не у всех хвойных), либриформ отсутствует, хорошо выражены годичные кольца. Луб состоит из ситовидных клеток без клеток-спутниц и лубяной паренхимы; лубяные волокна не развиты. Кора и древесина многих хвойных содержат многочисленные схизогенные смоляные ходы.

Вегетативное размножение у хвойных почти не встречается. Один из наиболее важных признаков всех голосеменных — наличие семязачатка (семяпочки). *Мегаспорангием в семязачатке является нуцеллус, окруженный защитным покровом — интегументом*. Семязачатки открыто располагаются на семенных чешуях (мegasporофиллах) и дают после оплодотворения *семена — органы размножения* голосеменных растений. Семенное размножение хвойных было описано выше на примере сосны.

Хвойные насчитывают около 10 семейств. На территории России в естественных природных условиях произрастают представители трех семейств: *сосновые*, *кипарисовые* и *тисовые*.

Семейство подокарповые (*Podocarpaceae*) имеет общее с араукариевыми происхождение и распространение. Насчитывает 140 видов (6 родов). Основной род — *подокарпус* (*Podocarpus*).

Семейство сосновые (*Pinaceae*) насчитывает 250 видов, 10—11 родов. Это самое многочисленное и важное семейство. К нему относятся основные лесообразующие породы: лиственница, сосна, ель. Свыше 30 % наших лесов составляют лиственничники и почти 20 % — сосняки и ельники.

Род лиственница (*Larix*) объединяет около 15 видов очень светолюбивых деревьев с ежегодно опадающей хвоей, которая располагается пучками (по 10—12 хвоинок) на укороченных побегах. Около 30 процентов наших лесов составляют лиственничники. В Западной Сибири образует светлохвойные леса *лиственница сибирская* (*L. sibirica*), на Дальнем Востоке ее сменяет *лиственница даурская* (*L. daurica*). Лиственница отличается быстрым темпом роста и продолжительной жизнью (до 500 лет). Шишки образуются на концах укороченных побегов и раскрываются в тот же год осенью или в начале следующей весны, но остаются на дереве еще несколько лет. Лиственница имеет прочную и негниющую древесину, которую используют для изготовления паркета, в кораблестроении и т.д.

Род сосна (*Pinus*) включает около 70 видов. Наиболее широко распространена *сосна обыкновенная* (*P. sylvestris*), образующая обширные светлохвойные леса, особенно в европейской части России. Это светолюбивое дерево растет и на песках, и на болотах. Сосна дает ценную древесину для жилищного строительства, производства мебели и др. У сосны собирают живицу (раствор смолы в эфирных маслах), из которой в результате перегонки получают скипидар и канифоль, применяемые в медицине для изготовления камфоры, бальзамов, мазей. Ветки используют для получения витамина С и хвойного экстракта. Хвоя выделяет фитонциды, поэтому воздух сосновых лесов очень целителен для человека. В Сибири распространена *сосна сибирская* (*P. sibirica*), которую часто называют кедром (кедровой сосной). Это высокое (30—35 м) стройное дерево с очень прочной древесиной. Хвоинки сосны сибирской в отличие от сосны обыкновенной собраны по пять штук. Семена съедобные (кедровые орешки), крупные, содержат ценное масло.

Род ель (*Picea*) включает около 45 видов; из них в России встречается десять. Наиболее широко распространены *ель обыкновенная* (*P. excelsa*), образующая леса в европейской части страны, и *ель сибирская* (*P. obovata*), распространенная в Сибири. Это высокие (до 50 м) деревья с пирамидальной кроной. Ель является долго-

жительницей, ее продолжительность жизни может достигать 300 лет. При этом ель теневынослива, образует темнохвойные леса, и лишь немногие травы уживаются под их пологом. Хвоя ели одиночная, на удлинённых побегах, сохраняется на дереве 7 — 12 лет. Опыление, оплодотворение и созревание семян происходят в течение одного года. Боковые побеги у ели опадающие, с поникшими шишками. Корневая система поверхностная, поэтому крупные деревья образуют многочисленные надземные дыхательные корни, поднимающиеся над поверхностью заболоченной почвы.

Семейство кипарисовые (*Cupressaceae*) объединяет 130 видов (19 родов) вечнозеленых кустарников или небольших деревьев (до 30 м), растущих в умеренных, субтропических и тропических поясах обоих полушарий (рис. 6.9). Листья игловидные или чешуевидные. В мужском гаметофите отсутствуют проталиальные клетки, а в семязачатке встречается до 200 архегониев. Наиболее распространен *кипарис вечнозеленый* (*C. sempervirens*) с пирамидальной кроной, живущий до 2000 лет. У него чешуевидные листья с эфиромасличными железками; женские шишки с многочисленными семенами, покрытые пятиугольными шигковидными чешуями, расходящимися при созревании. Имеет ценную красную ароматическую древесину, идущую на поделки.

Род можжевельник (*Juniperus*) включает около 60 видов невысоких (10–12 м, реже до 30 м) деревьев, кустарников. Растения обычно двудомные, очень светолюбивы, растут медленно, живут от 500 до 1000 лет. Листья игловидные или чешуевидные. После оплодотворения чешуи женских шишек срастаются, становятся сочными и образуют мясистую шишкостойку. В зависимости от вида в шишке от 1 до 12 семян, созревающих на второй год. Наиболее распространен евроазиатский *можжевельник обыкновенный* (*J. communis*) — кустарник или деревце высотой от 1 до 5 м, с игловидными листьями (мутовки по три листа). Ароматные шишкостойки можжевельников сладковато-пряного вкуса используют в пищевой, парфюмерной промышленности; они входят также в состав мочегонных сборов.

Род туя (*Thuja*) — деревья или кустарники с чешуевидными листьями, прижатыми к ветвям. В культуре известна *туя западная* (*Th. occidentalis*), у которой шишки созревают в первый год; семена двукрылые.

Хвойные леса определяют ландшафт огромных территорий, служат основой многих биоценозов, играют значительную водоохранную роль. Наибольшую часть таежных лесов России занимают лиственница, сосна, ель, пихта. Древесину хвойных деревьев используют как строительный материал и топливо. Пихтовый бальзам используется в медицине и микроскопической технике. Из хвои пихты получают эфирное масло, идущее на производство лаков. В молодых ветвях пихты содержится борнеол — исходный

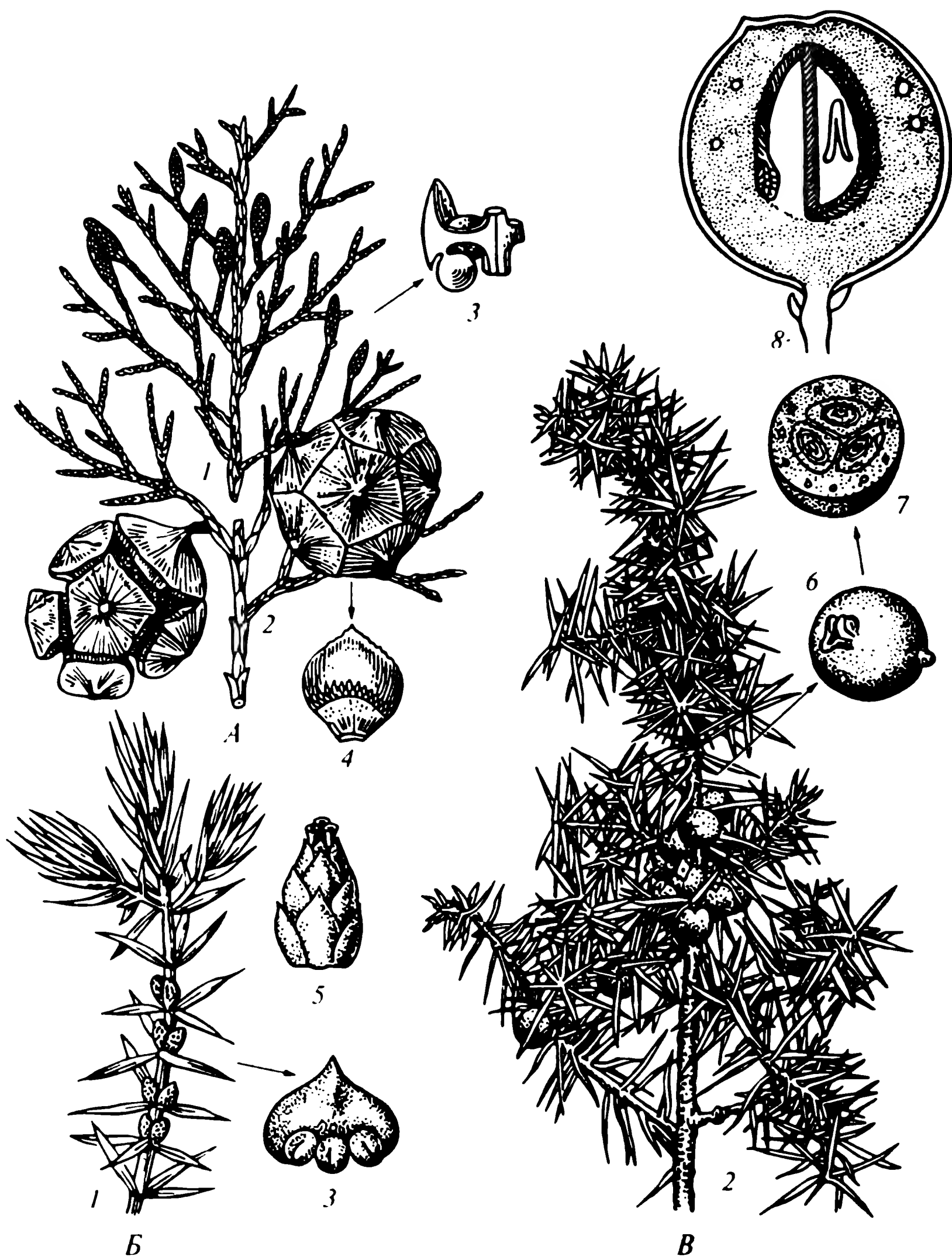


Рис. 6.9. Хвойные (сем. кипарисовые):

4 — репродуктивный побег кипариса вечнозеленого (*Cupressus sempervirens*); Б, В — репродуктивные побеги можжевельника обыкновенного (*Juniperus communis*): 1 — побеги с мужскими шишками; 2 — побеги с женскими шишками; 3 — микроспорофилл с микроспорангиями; 4 — семенная чешуя с семязачатками; 5 — молодая женская шишка; 6—8 — зрелые шишки (общий вид, поперечный и продольный срезы)

продукт для получения камфоры. Из сосны сибирской (кедра) получают скипидар и канифоль, из кедровых орешков — масло.

ОТДЕЛ ПОКРЫТОСЕМЕННЫЕ, ИЛИ ЦВЕТКОВЫЕ, — ANGIOSPERMAE, ИЛИ MAGNOLIOPHYTA

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ПОКРЫТОСЕМЕННЫХ

Покрытосеменные — самая совершенная и многочисленная группа высших растений: насчитывает более 500 семейств и не менее 250 тыс. видов, превосходя по численности все остальные группы растений вместе взятые. Эти растения наиболее приспособлены к современным условиям жизни и распространены в самых различных местообитаниях во всех климатических зонах и на всех континентах. Огромные потенциальные возможности покрытосеменных связаны с общими прогрессивными изменениями всей их морфологической структуры. Важнейшим изменением следует считать появление цветка — уникального образования, совместившего структуру и функции органа полового и бесполого размножения.

Существеннейшая часть цветка — *пестик*. Возникает в результате срастания свободных краев одного или нескольких плодолистиков (мегаспорофиллов), на которых некогда ранее открыто «лежали» семязачатки. Пестик представляет своего рода замкнутый сосуд, заключивший в себя семязачатки. Отсюда и происходит название *Angiospermae* (от греч. *ангиос* — сосуд; *сперма* — семя). В нижней части пестика образуется полая камера — *завязь*, внутри которой находятся семязачатки. Завязь пестика предохраняет семязачатки от высыхания, перепада температур и поедания животными. В верхней части пестика сформировалось *рыльце* — важная деталь цветка, способствующая улавливанию и удержанию пыльцы. После процесса оплодотворения завязь превращается в *плод*, внутри которого из семязачатков образуются *семена*. Таким образом, у покрытосеменных семена заключены в особый орган — плод, тогда как у голосеменных они лежат на мегаспорофиллах открыто (голо).

Важнейшие функции плода — защита семян и их распространение. Прочие группы растений не имеют органа, гомологичного плоду.

У покрытосеменных происходит максимальная редукция женского гаметофита. Он представлен восемью клетками зародышевого мешка. Полностью исчезли архегонии, и весь процесс оп-

Таблица 7.1. Сравнительная характеристика голосеменных и покрытосеменных растений

Голосеменные	Покрытосеменные
1. Семязачаток лежит открыто на семенной чешуе (мегаспорофилле)	1. Семязачаток находится под покровом мегаспоролистиков
2. Женским гаметофитом является эндосперм с двумя архегониями	2. Женским гаметофитом является зародышевый мешок с восемью ядрами
3. Развитие семязачатка и образование семени происходит очень медленно — около 18 месяцев	3. Развитие семязачатка и образование семени происходят сравнительно быстро, особенно у трав — за один вегетационный период (3 — 4 недели)
4. Оплодотворение одинарное, в результате формируется зародыш, который развивается за счет первичного эндосперма	4. Двойное оплодотворение, в результате формируется диплоидный зародыш, который развивается за счет триплоидного вторичного эндосперма

лодотворения сделался независимым от присутствия капельно-жидкой среды. Сам процесс оплодотворения у покрытосеменных также необычен и получил название *двойного оплодотворения*. Биологический смысл этого уникального явления состоит в том, что образуется триплоидный, а значит, и более жизнеспособный эндосперм, в отличие от гаплоидного эндосперма голосеменных. В то же время у голосеменных эндосперм возникает раньше зародыша, а у покрытосеменных — одновременно с зародышем, и если оплодотворения по каким-либо причинам не произошло и зародыш не возник, то не образуется и эндосперм. Тем самым экономятся энергетические ресурсы растения.

Изменения произошли и в структуре вегетативных органов. Существенно преобразилась проводящая система. Основными проводящими элементами ксилемы становятся сосуды взамен трахеид у голосеменных, что значительно ускорило движение восходящего тока.

Во флоэме появляются ситовидные трубки с клетками-спутницами, пришедшие на смену ситовидным клеткам прочих отделов высших растений. При развитии побегообразования стало преобладать симподиальное ветвление, появились изменения в жилковании листьев и др. (табл. 7.1)

Прогрессивные эволюционные изменения в основных сферах в конечном итоге сделали покрытосеменных «победителями в борьбе за существование» (по выражению известного ботаника М. И. Голенкина).

ПРОИСХОЖДЕНИЕ ПОКРЫТОСЕМЕННЫХ

Ч. Дарвин назвал происхождение покрытосеменных «жгучей тайной», и она остается нераскрытой до настоящего времени. Так, непонятно, почему покрытосеменные неожиданно и в большом видовом разнообразии появились в середине мелового периода, оттеснив на второй план других представителей царства растений.

По одной из гипотез, первые цветковые растения появились в раннемеловую эпоху (135 млн лет назад). В середине мелового периода на Земле произошло резкое изменение освещения и влажности воздуха. Большинство влаголюбивых архегониальных растений, не сумевших приспособиться к яркому освещению и сухому воздуху, вымерло или резко сократило свою численность. Покры-

Таблица 7.2. Историческое развитие теории эволюции покрытосеменных

Автор теории	Период разработки	Основные положения теории
К. Линней	1735 г.	Основывался на особенностях строения андроеца у разных растений
Д. Бентам и Д. Гукер	1862 — 1883 гг.	Основывались на морфологическом сходстве растений
А. Энглер	Рубеж XIX — XX вв.	Считал примитивными цветки без околоцветника и однополые. Не учитывал того обстоятельства, что простое строение цветка (например, дуба или ивы) может быть не первичным, а вторичным
А. Браун	1875 г.	Пришел к выводу о примитивности крупных обоепалых многолепестных цветков магнолиевых и вторичности безлепестных и однополых цветков. Простота этих цветков, по его мнению, вторичная, возникшая в результате упрощения
Ч. Бесси	1915 г.	Древнейшей группой цветковых считал раналиевые (Ranales), куда также включались магнолиевые и лютиковые
А. Л. Тахтаджян	1987 г.	Древнейшей группой покрытосеменных растений считает порядок магнолиевые, от предков которого произошли все ныне живущие покрытосеменные

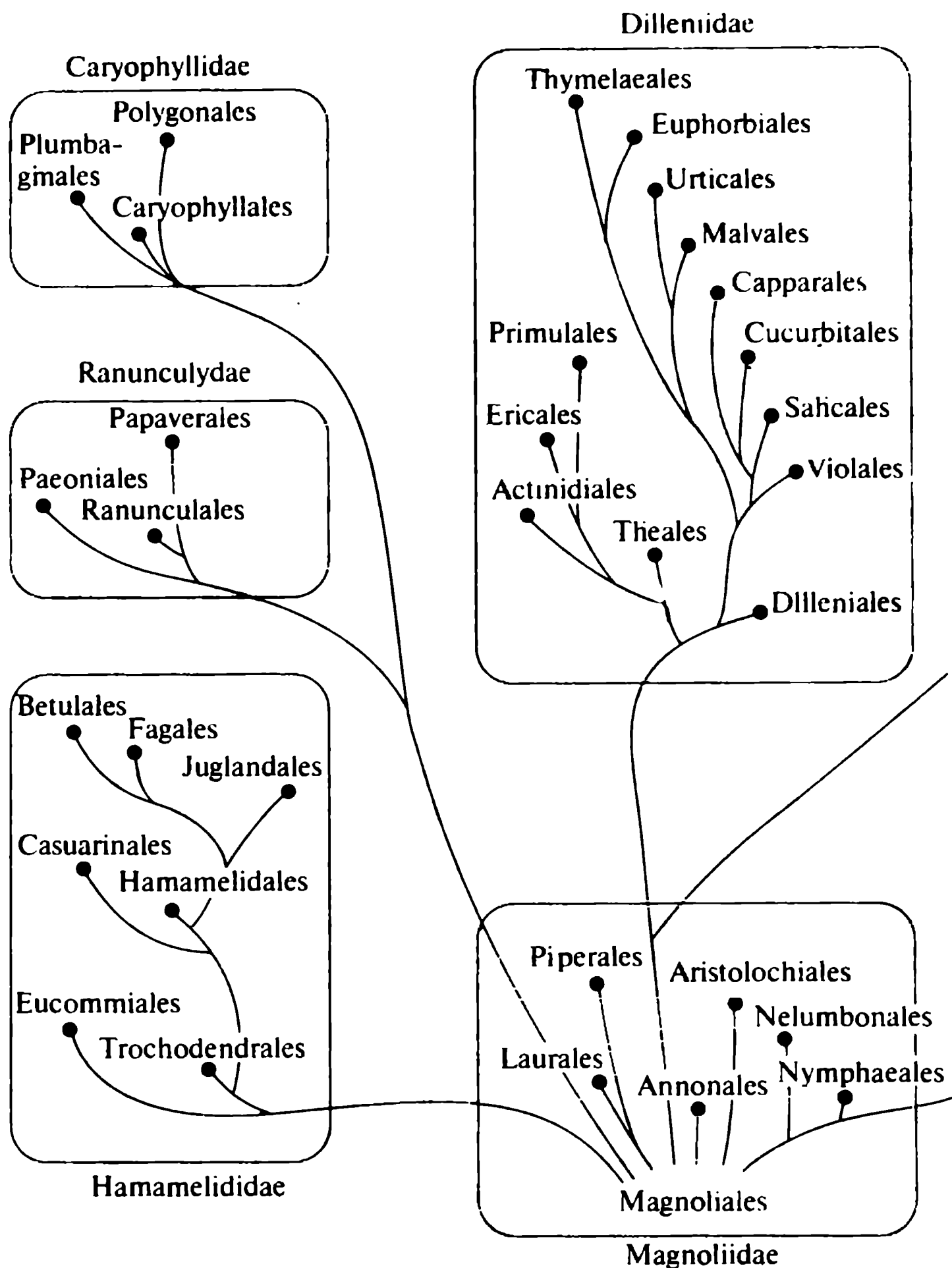
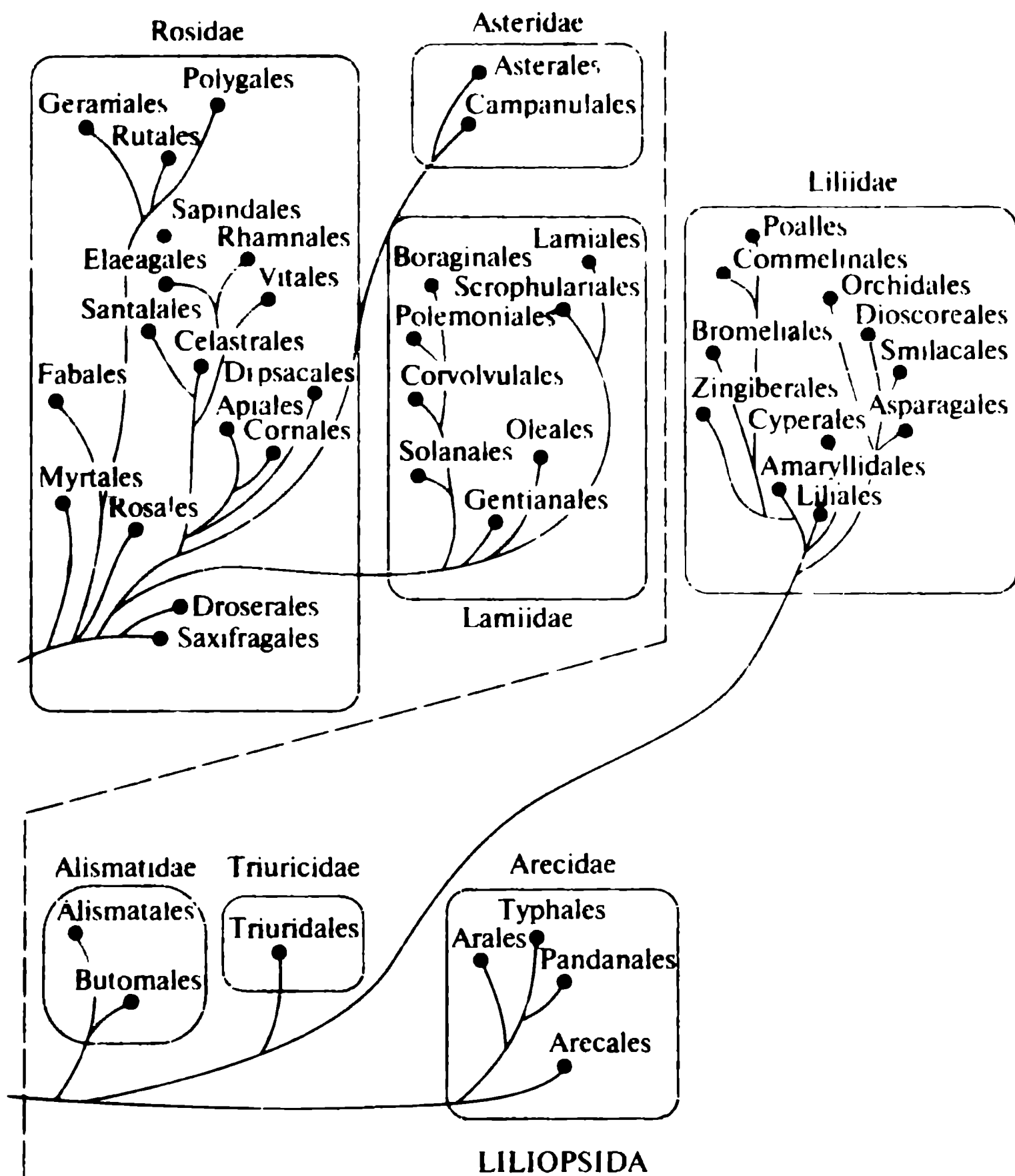


Рис. 7.1. Система

тосеменные, распространенные до того времени ограниченно, приспособились к новым внешним условиям и быстро расселились по всей Земле. К концу мелового периода покрытосеменные завоевали сушу, их господство продолжается и в настоящее время.

Большинство современных ботаников считают покрытосеменные монофилетической группой, т.е. возникшей от одного предка, а в качестве предполагаемого предка называют полностью вымершие беннеттитовые или древние семенные папоротники.



А. Л. Тахтаджяна

Господствующей ролью покрытосеменных растений объясняется особый интерес к их систематике (табл. 7.2).

Нами принята за основу система цветковых, разработанная А. Л. Тахтаджяном в 1987 г. Древнейшей группой покрытосеменных растений А. Л. Тахтаджян называет магнолиевых, от предков которых произошли все ныне живущие покрытосеменные. В этом смысле система А. Л. Тахтаджяна строго монофилетична (рис. 7.1).

Отдел покрытосеменные растения разделены А. Л. Тахтаджяном на два класса: **класс двудольные** (магнолиоПСИДЫ) и **класс одно-**

Таблица 7.3. Основные различия между двудольными и однодольными

Двудольные	Однодольные
Зародыш обычно с двумя семядолями. Семядоли чаще всего с тремя главными проводящими пучками	Зародыш с одной семядолей. Семядоли с двумя главными проводящими пучками
Листья простые и сложные, более или менее четко разделены на черешок и пластинку. Жилкование листьев обычно перистое или пальчатое	Листья всегда простые, обычно не расчленены на черешок и пластинку. Жилкование листьев обычно параллельное или дуговое
Характерен вторичный рост осевых органов за счет камбия; проводящая система стебля располагается кольцом, имеется лубяная паренхима; кора и сердцевина хорошо дифференцированы	Вторичный рост осевых органов отсутствует, так как камбия нет; проводящая система состоит из большого числа отдельных закрытых пучков, расположенных «беспорядочно» или образующих два-три кольца; лубяная паренхима отсутствует. Обычно нет ясно выраженной коры и сердцевины
Первичный (зародышевый) корешок обычно развивается в главный корень, от которого отходят боковые корни первого и последующих порядков	Первичный корешок рано отмирает, главный и боковые корни не развиваются, заменяясь придаточными корнями
Корневая система (до образования корневища) стержневая или ветвистая	Корневая система мочковатая (до образования корневища)
Современные травянистые формы возникли скорее всего от древесных вследствие снижения активности камбия и задержки онтогенеза (неотения)	Современные травянистые формы дали скорее всего начало древесным в результате возникновения особых меристем
Цветки главным образом пяти-, реже четырехчленные	Цветки обычно трехчленные, реже иные, но никогда не бывают пятичленными

дольные (лилиопсиды). Класс двудольные подразделяется в свою очередь на восемь подклассов, а класс однодольные — на четыре.

Отдел покрытосеменные, или цветковые, — Angiospermae, или Magnoliophyta

Класс магнолиоиды, или двудольные, — Magnoliopsida, или Dicotyledenes
Подкласс магнолииды — Magnoliidae

Подкласс ранункулиды — Ranunculidae
Подкласс кариофиллиды — Caryophyllidae
Подкласс гамамелидида — Hamamelididae
Подкласс дилленииды — Dilleniidae
Подкласс розиды — Rosidae
Подкласс ламииды — Lamiidae
Подкласс астериды — Asteridae

Класс лилиопсиды, или однодольные, — *Liliopsida*, или *Monocotyledones*

Подкласс аλισматиды — Alismatidae
Подкласс триуридиды — Triurididae
Подкласс лилииды — Liliidae
Подкласс арециды — Arecidae

Основные различия между классами однодольных и двудольных показаны в табл. 7.3. Однако почти по каждой позиции известны исключения. Подклассы объединяют порядки, имеющие общее происхождение. По этому же принципу в порядки объединяют семейства. Всего в системе А.Л. Тахтаджяна насчитывается 166 порядков и 593 семейства. Некоторые из них, представляющие для будущих провизоров особый интерес, охарактеризованы в гл. 8 более подробно.

ТЕОРИИ ПРОИСХОЖДЕНИЯ ЦВЕТКА

Древнейшие ископаемые цветки достоверно известны начиная с середины мелового периода. Относительно происхождения обоеполого цветка существуют различные гипотезы. Наиболее распространена и хорошо обоснована *стробилярная* (греч. *стробилюс* — шишка хвойного), или *эвантовая* (греч. *эвантиум* — настоящий цветок), гипотеза, разработанная А. Арбер и Д. Паркиным в начале XX в. Согласно данной гипотезе, цветок — это метаморфизированный укороченный спороносный побег, первоначально напоминавший обоеполую шишку вымерших голосеменных. Мегаспорофиллы в процессе метаморфоза превратились в плодолистки, а микроспорофиллы — в тычинки. Многие исследователи связывают эти видоизменения с приспособлением покрытосеменных к насекомопопылению (энтомофилии). Примитивные цветки имели значительные размеры и удлиненное цветоложе, на котором располагались многочисленные микро- и мегаспорофиллы, прикрытые бесплодными листьями, составляющими первичный околоцветник. Микроспорофиллы позднее дали начало тычинкам, а мегаспорофиллы — пестикам. Такие цветки приобрели строение, сходное с тем, которое наблюдается у ныне живущих растений из семейств магнолиевых, лютиковых и кувшинковых. Перечисленные семейства в соответствии с эвантовой гипотезой обычно

располагаются в основании системы покрытосеменных как наиболее древние и архаичные.

Другая гипотеза происхождения цветка, также предложенная в начале XX в. Р. Веттштейном и А. Энглером, получила название *псевдантовой* (греч. *псевдантиум* — ложный цветок). Согласно этой гипотезе, цветок представляет собой видоизмененное соцветие, состоящее из мелких разнополых цветков, возникших из однополых шишек гнетовых и претерпевших в процессе эволюции ряд преобразований: редукцию, сближение и срастание. Наиболее архаичными по этой гипотезе считаются семейства с раздельнополыми невзрачными цветками (ивовые, казуариновые и т. п.).

Обе рассмотренные гипотезы являются *фолиарными* (лат. *фолиум* — лист), так как исходят из представлений, что цветки образовались из листостебельных побегов. Фолиарным гипотезам противопоставляются различные *теломные* (греч. *телома* — конечные побеги) гипотезы (например, теория гонофилла Р. Мелвилла). В соответствии с ними, все части цветка могут быть выведены из теломов — цилиндрических структур, свойственных проптеридофитам или риниофитам.

ЦВЕТОК

Цветок — орган семенного размножения покрытосеменных растений. Он представляет собой видоизмененный укороченный спороносный побег ограниченного роста, приспособленный для образования микро- и мегаспор, гамет и для перекрестного опыления. От шишки голосеменных растений цветок отличается тем, что у него в результате опыления пыльца попадает на рыльце пестика, а не на семязачаток непосредственно, а при последующем половом процессе семязачатки у цветковых развиваются в семена внутри завязи.

По месторасположению цветок бывает верхушечным или боковым, т. е. выходящими из пазухи прицветного листа (прицветника). Цветок состоит из *стеблевой части* (цветоножка, цветоложе), *листовой части* (чашелистики, лепестки) и *генеративной части* (тычинки, пестики). Цветок прикрепляется к стеблю посредством *цветоножки*. Если цветоножка укорочена или отсутствует, то цветок называется *сидячим*. Верхняя расширенная часть цветоножки, к которой прикрепляются все части цветка, называется *цветоложем*. Цветоложе имеет различную форму — *плоское* (пион), *выпуклое* полушаровидное (лютик, ветреница), *удлиненное коническое* (магнолия, горицвет, малина, земляника, гравилат) и *вогнутое* (миндаль) (рис. 7.2.). У некоторых растений в результате срастания цветоложа и нижних частей покрова и тычинок образуется *гипантий*. Гипантий имеет различную форму: блюдцевидную

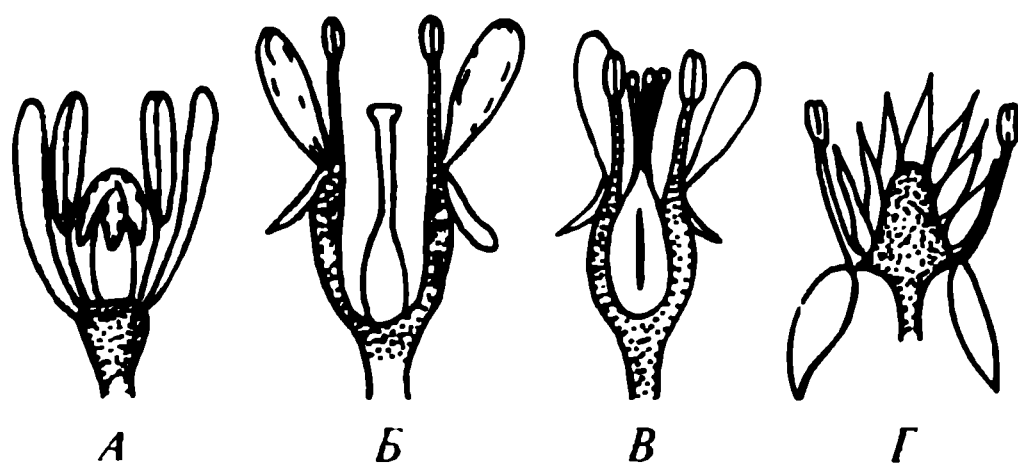


Рис. 7.2. Формы цветоложа и различное положение завязи в цветке:

А — плоское, Б — вогнутое; В — стенки завязи срастаются со стенками вогнутого цветоложа. Г — выпуклое; А, Б — верхнее положение завязи в цветке; В, Г — нижнее положение завязи в цветке

(смородина альпийская); шаровидную (роза морщинистая); кувшинчатую (роза коричная); бокаловидную (мушмула японская, таволга дубровколистная); воронковидную (вишня мелкоплодная). Гипантий участвует иногда в образовании плода (шиповник) и характерен для представителей семейства розовые.

Одни части цветка считаются *стерильными* — *чашелистики*, *лепестки*, а другие *репродуктивными* — *пестики* и *тычинки*. Стерильные части выполняют защитную функцию и иногда могут частично или полностью отсутствовать, а репродуктивные приспособились к спороношению. Цветок, содержащий тычинки и пестики, называют *обоеполым*. Большинству покрытосеменных (свыше 70 %) свойственны обоеполые цветки. Однако цветки могут быть однополыми, содержащими или только тычинки, или только пестик.

У *однодомных растений* однополые цветки могут находиться на одном экземпляре (кукуруза, дуб, огурец); у *двудомных растений* (крапива двудомная, тополь, осина) тычиночные и пестичные цветки — на разных экземплярах.

Околоцветник. Эта стерильная часть цветка является его покровом, защищающим более нежные части — тычинки и пестики. Околоцветник называется *двойным*, если состоит из *чашечки* и *венчика*, или *простым* — *чашечковидным* либо *венчиковидным*, состоящим и в том и в другом случае из однородных листочков (рис. 7.3).

Чашечка состоит из совокупности чашелистиков, образующих наружный круг околоцветника. В формуле цветка чашелистики стоят на первом месте. Они возникли в процессе эволюции из верховых листьев. Чашелистики покрыты эпидермой с кутином, для которой характерно наличие устьиц и трихом. Чашечка может быть *раздельнолистной*, состоящей из свободных чашелистиков (лютик,

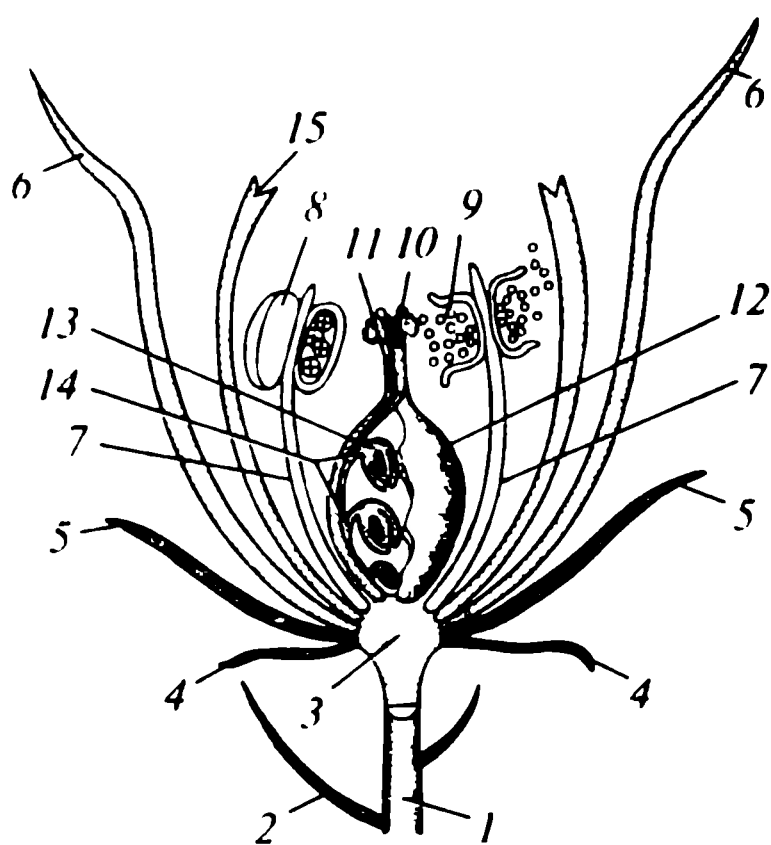


Рис. 7.3. Схема строения цветка:

1 — цветоножка; 2 — прицветник; 3 — цветоложе; 4 — подчашка, 5 — чашечка; 6 — венчик; 7 — тычиночные нити, 8 — пыльник тычинки; 9 — пыльца, 10 — рыльце пестика; 11 — столбик пестика; 12 — завязь пестика; 13 — семязачаток; 14 — плацента; 15 — стаминодий

вишня), и *сростнолистной* — из сросшихся между собой на большем или меньшем протяжении чашелистиков (картофель, наперстянка, горох). В сростнолистной

чашечке выделяют трубку чашечки и зубцы, или лопасти, и доли в зависимости от степени срастания чашелистиков. Если любые части цветка срастаются, то в формуле цветка количество срастающихся элементов берется в скобки. Чашечка называется *двугубой*, если она расчленена на две неравные части, каждая из которых именуется *губой* (шалфей, шлемник). Иногда чашечка имеет два круга чашелистиков (земляника, лапчатка). В этом случае наружный круг называется *подчашием*.

Главная функция чашечки — защита внутренних частей цветка до раскрытия бутона. Как правило, она сохраняется и во время цветения, но иногда опадает при распускании цветка (маковые). У многих растений чашечка остается при плодах и после цветения, например у яснотковых, она служитместилищем для дробного плода, а у астровых превращена в хохолок (паппус), способствующий переносу плодов ветром. Чашечка, как правило, зеленого цвета, но иногда ярко окрашена и выполняет роль венчика, который в этом случае нередко редуцирован до нектарников (живокость, аконит, морозник). В некоторых случаях чашечка развита слабо (например, в семействах зонтичные, сложноцветные, валиериановые).

Венчик, состоящий из совокупности *лепестков*, образует следующий за чашечкой круг в цветке и в формуле цветка обозначается Со. Венчик может быть *свободнолепестным* и *спайнолепестным*. Венчик обычно ярко окрашен, что привлекает насекомых-опылителей и создает облик цветка. В процессе эволюции лепестки произошли из потерявших пыльники тычинок. Примером, иллюстрирующим превращение тычинок в лепестки, может служить цветок кувшинки белой, или водяной лилии (рис. 7.4). Чашечка у нее состоит из четырех чашелистиков, а венчик — из большого числа лепестков, которые по направлению к центру становятся

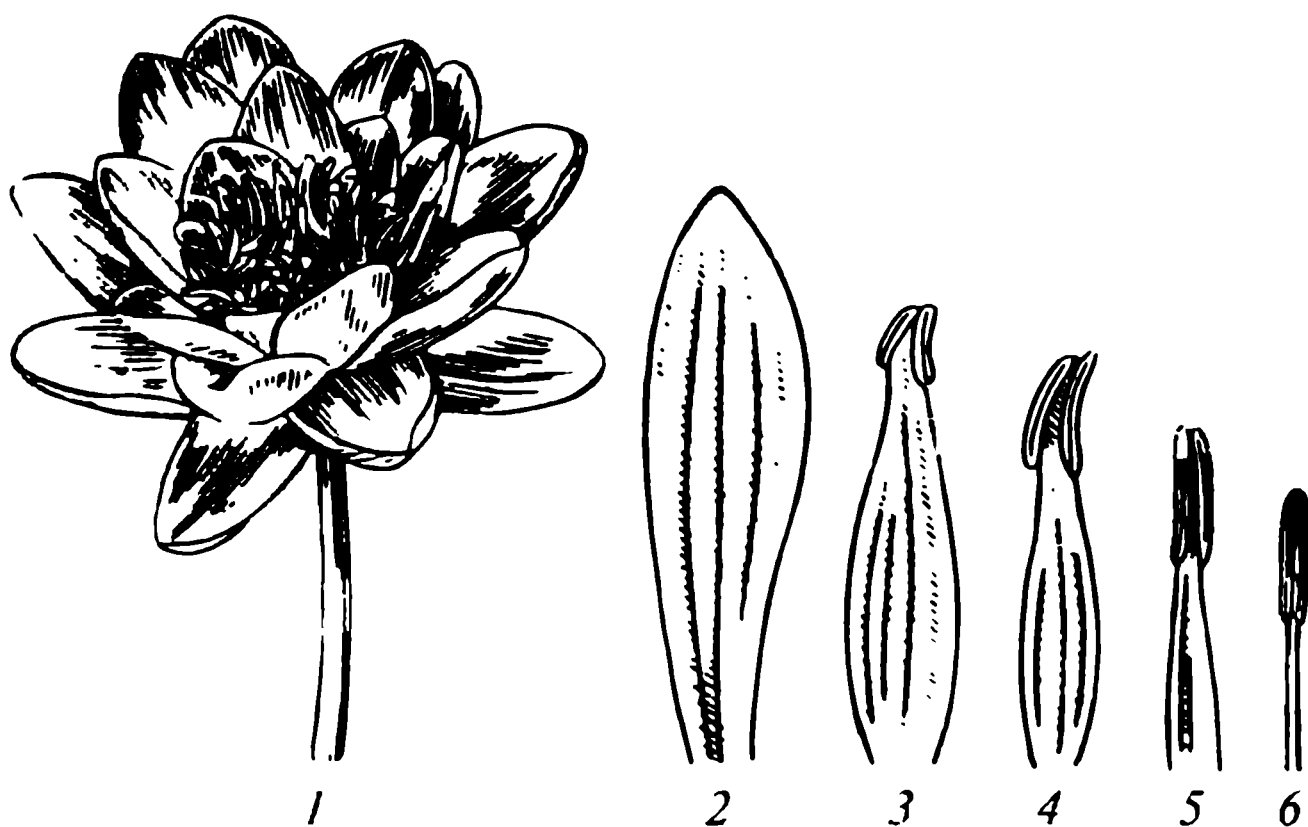


Рис. 7.4 Переход от тычинок к лепесткам в цветке кувшинки белой (1—6)

более узкими и уменьшаются в размерах. Самые внутренние лепестки представляют собой переходные к тычинкам формы. Далее следует большое число тычинок, у которых по направлению к центру цветка тычиночные нити и связник становятся все более узкими. Таким образом, между самыми наружными из лепестков и самыми внутренними тычинками существуют все переходные формы. У лепестков могут развиваться различные трихомы, простые и железистые волоски, чешуйки и др.

Простой *чашечковидный* (сем. злаковые) околоцветник состоит из зеленых листочков, *венчиковидный* (тюльпан) — из листочков, окрашенных в любой другой цвет. Простой околоцветник может быть *раздельнолистным* (тюльпан, лук, ветреница) и *сростнолистным* (ландыш, купена).

Околоцветник может быть редуцирован и представлен в виде шетинок (камыш), волосков (пушица) или же отсутствует (ива, тополь). Цветок, лишенный покрова, называется *беспокровным*, или *голым*. Редукция околоцветника, как полагают, связана с приспособлением к ветроопылению.

Андроцей (Androecium). Совокупность тычинок одного цветка называют андроцеем (А). Они обычно располагаются в один-два круга. Как правило, число тычинок постоянно для вида. Тычинки могут быть свободными или сросшимися. Различают разные типы андроея: *однобратственный* — все тычинки в цветке срастаются в одну группу (люпин, камелия); *двубратственный* — тычинки срастаются в две группы (у многих бобовых девять тычинок срастаются, а одна остается свободной); *многобратственный* — многочисленные тычинки цветка срастаются в несколько групп (зверобой, магнолия); *братственный* — остаются несросшимися. Отно-

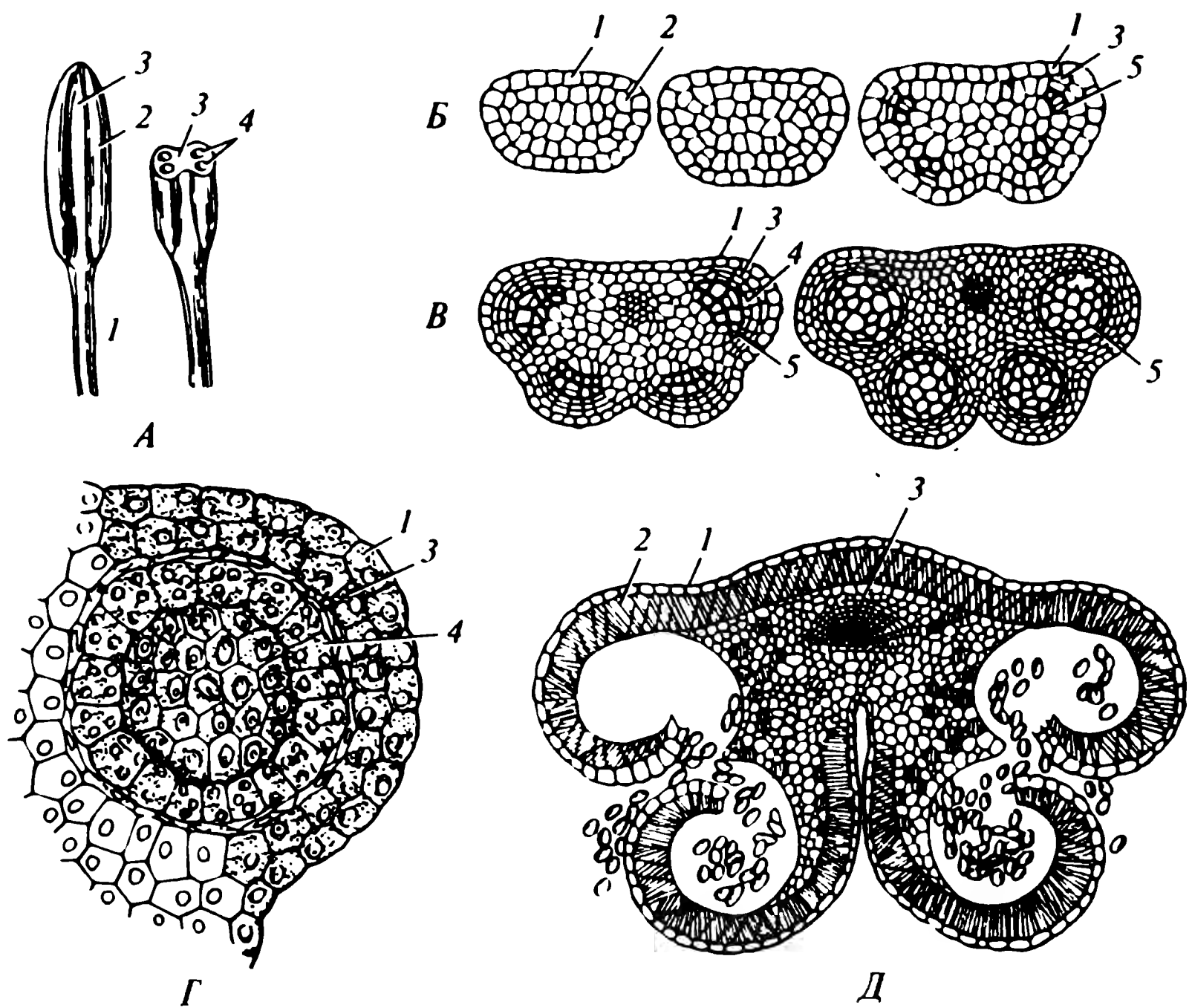


Рис. 7.5. Тычинка и развитие пыльника:

А — тычинка: 1 — нить тычинки; 2 — пыльник; 3 — связник; 4 — гнезда пыльника; Б, В, Г — развитие пыльника: 1 — эпидерма; 2 — субэпидермальный слой; 3 — фиброзный слой; 4 — выстилающий слой (между слоями 3 и 4 — слой дегенерирующих клеток); 5 — спорогенная ткань; Д — вскрывающийся пыльник: 1 — эпидерма; 2 — фиброзный слой; 3 — проводящий пучок связника

сительно друг друга тычинки бывают равные, если все они по длине равны (тюльпан), неравные, если тычинки разной длины (водосбор олимпийский), двусильные, если из четырех тычинок две длинные, а две короткие (яснотковые), трехсильные, если из шести тычинок три более длинные (нарцисс гибридный), четырехсильные, если из шести тычинок четыре более длинные (капустные).

В некоторых цветках андроцей вообще отсутствует — это так называемые женские однополые цветки, а в однополых мужских цветках есть только тычинки. Каждая тычинка состоит из суженной части — *тычиночной нити*, посредством которой она нижним концом прикреплена к цветоложу, и расширенной части — *пыльника* (рис. 7.5). Тычиночная нить и пыльник имеют эпидерму с кутикулой и устьицами. Основная ткань тычиночной нити — паренхима; в вакуолях клеток содержатся пигменты, система меж-

клетников развита слабо. Пыльник имеет две половинки, соединенные связником, т. е. продолжением тычиночной нити. Каждая половинка несет два гнезда — микроспорангия. Гнезда пыльников называют пыльцевыми мешками. В зрелом пыльнике перегородки между гнездами часто не выявляются. Снаружи пыльник покрыт эпидермой, а под ней располагается слой клеток, за счет которых при подсыхании пыльника вскрываются гнезда. Самый внутренний слой, выстилающий полость пыльников, называется *тапетумом*. Содержимое клеток тапетума идет на питание микроспор. Многие ученые считают, что тычинки эволюционно представляют собой редуцированные микроспорофиллы вымерших голосеменных растений.

Микроспорогенез и микрогаметогенез. Микроспорангиями являются гнезда пыльников. Процесс образования микроспор в микроспорангиях называется *микроспорогенезом*. Клетки спорогенной ткани, выстилающей гнезда пыльников в результате митотических делений, формируют материнские клетки микроспор (микроспороциты). Из каждого диплоидного микроспороцита в результате мейоза образуются четыре гаплоидные *микроспоры*. Сформировавшаяся микроспора имеет оболочку и единственное гаплоидное ядро. Такая микроспора дает начало пыльцевому зерну.

Процесс образования из микроспоры мужского гаметофита (*пыльца*) называется *микрогаметогенезом*. При делении митозом из микроспоры формируется пыльца, состоящая из двух новых

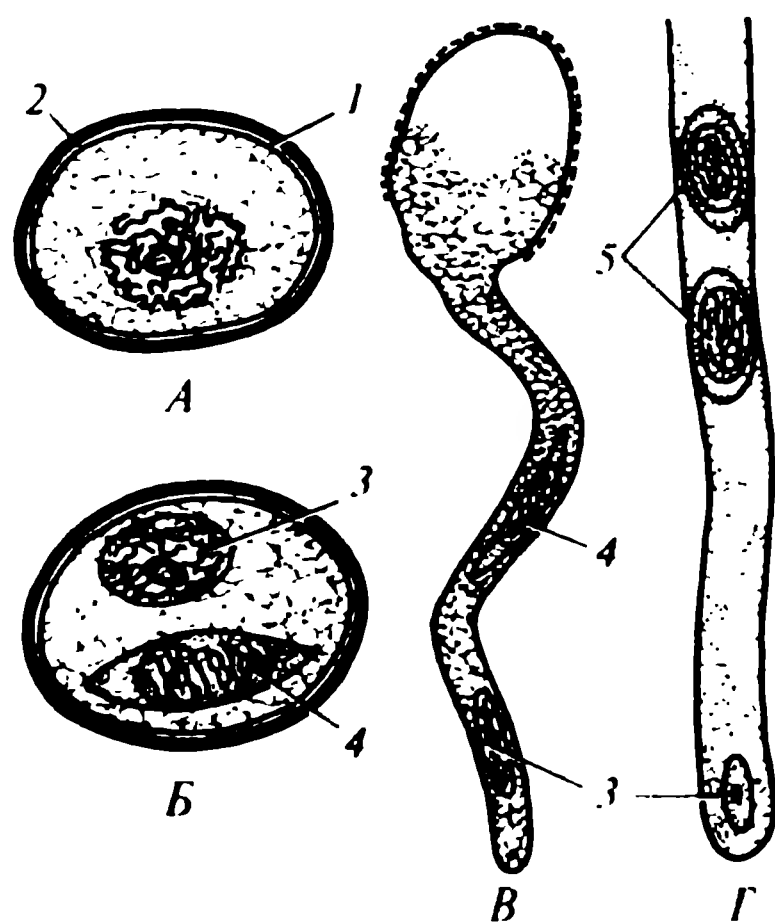


Рис. 7.6. Микроспора и ее прорастание:

А — микроспора, *Б* — пыльцевое зерно; *В* — формирование пыльцевой трубки; *Г* — часть пыльцевой трубки; 1 — экзина; 2 — интина; 3 — вегетативная клетка, 4 — репродуктивная клетка, 5 — спермии

клеток и покрытая оболочкой — *спородермой*. Маленькая клетка *генеративная* (*спермагенная*), а более крупная — *вегетативная* (*клетка пыльцевой трубки*). Таким образом, *пыльца*, или *мужской гаметофит*, формируется из микроспоры внутри пыльника.

Спородерма пыльцы имеет два слоя — *экзину* и *интину*. Наружная слоистая экзина пропитана очень стойкими углеводами спорополленинами и имеет на поверхности различные выросты. Внутренняя оболочка, интина, менее стойкая, чем экзина, состоит из целлюлозы и пектина и сохраняет эластичность (рис. 7.6). Особенности строения спородермы и пыльцы являются видоспецифичными. После созревания пыльцы пыльники лопаются и пыльца рассеивается. Жизнеспособность пыльцы может сохраняться от нескольких часов (у ржи 12 часов) до нескольких лет у разных растений (у яблони 4,5 года).

Гинецей (Gynoecium). *Гинецей* (от греч. *гине* — женщина) — это совокупность плодолистиков, образующих один или несколько *пестиков*. Плодолистки представляют собой мегаспорофиллы, несущие семязачатки.

Строение пестика. *Пестик* возникает из плодолистика или плодолистиков вследствие срастания их краев и представляет собой элемент генеративной части цветка, несущий один или несколько семязачатков. С современной точки зрения, плодолистки произошли из мегаспорофиллов древних голосеменных. В целом пестик по конструкции представляет собой новый орган, которого не было у голосеменных растений. Каждый пестик состоит из *рыльца*, *столбика* и разросшейся *завязи*. Пестик может быть простым, состоящим из одного или нескольких сросшихся плодолистиков, и сложным — из нескольких свободных плодолистиков (рис. 7.7).

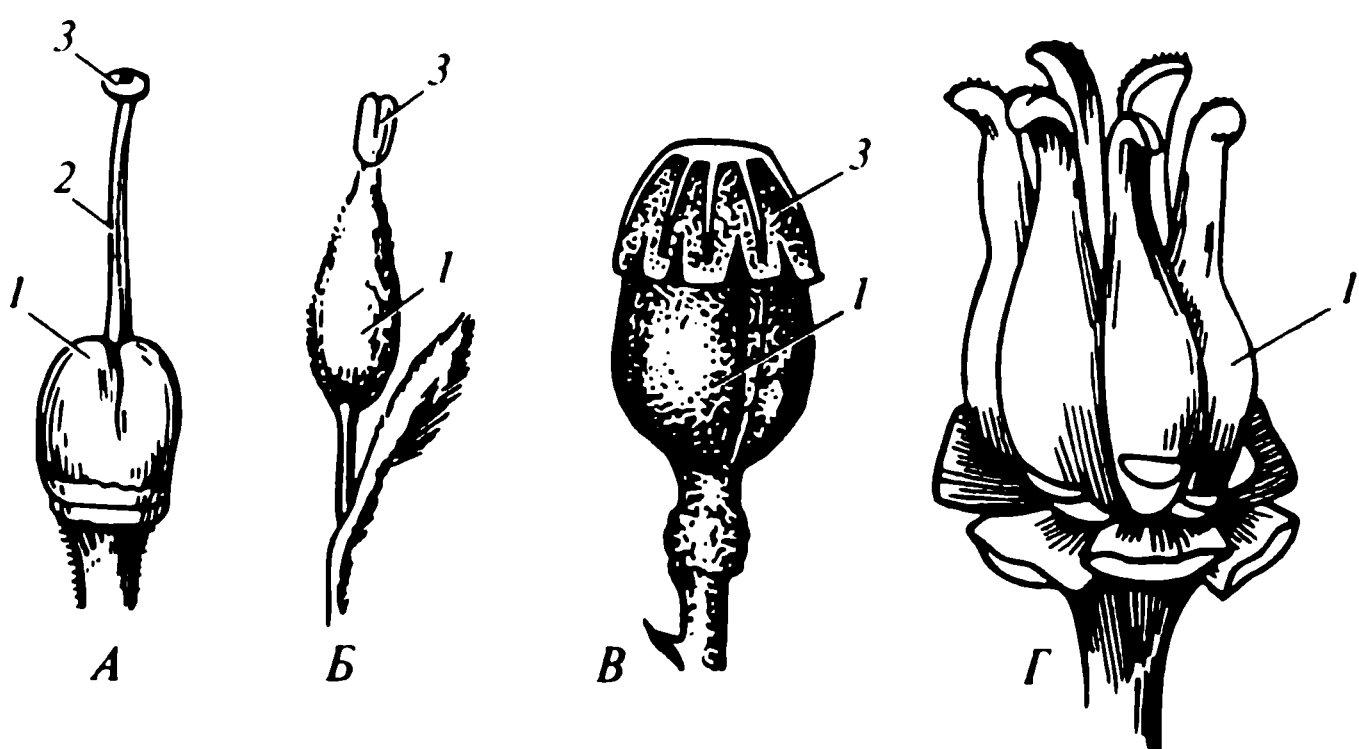


Рис. 7.7. Гинецей:

А, Б, В — ценокарпий (А — махорка; Б — ива; В — мак); Г — апокарпий (сусак);
1 — завязь; 2 — столбик; 3 — рыльце

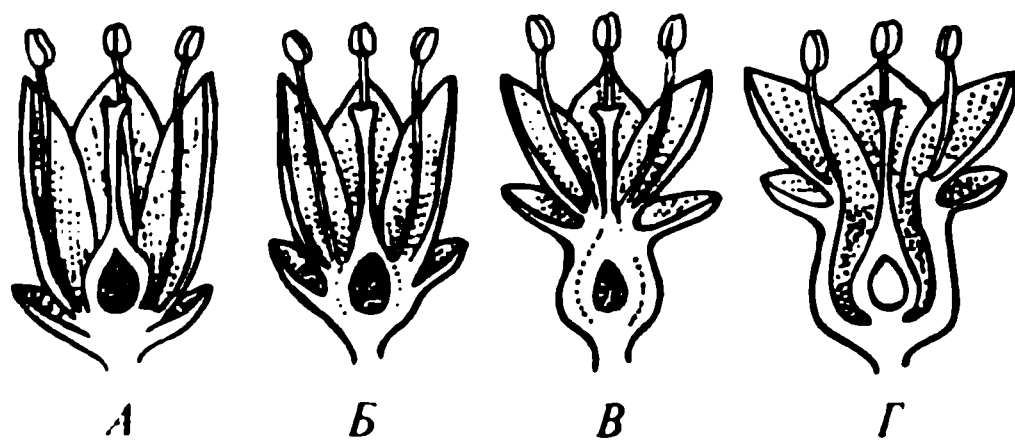


Рис. 7.8. Типы завязи в зависимости от ее положения относительно места прикрепления других частей цветка:

А — верхняя, Б — полунижняя, В — нижняя, Г — верхняя, окруженная стенками гипантия

Рыльце — расширенная часть на верхушке столбика, предназначенная для принятия пыльцы. На поверхности рыльца имеются различные приспособления для восприятия пыльцы: выросты в виде сосочков, короткие, густо переплетенные волоски. На рыльце и внутри пестика вырабатывается железистая ткань, которая стимулирует прорастание пыльцы. Она облегчает передвижение пыльцевых трубок через столбик и снабжает их питательными веществами, необходимыми для развития.

Столбик — цилиндрическая часть пестика, соединяющая рыльце и верхушку завязи. У многих растений столбик неразвит, а рыльце, находящееся на завязи, называют *сидячим* (мак).

Завязь — самая важная часть пестика, поэтому число пестиков в цветке определяется числом завязей, а не столбиков. О числе плодолистиков, образующих пестик, можно судить (но не всегда безошибочно) по несросшимся столбикам, рыльцам или лопастям рыльца. В случае их полного срастания о числе плодолистиков можно судить по количеству средних жилок в стенке завязи. Завязь пестика выполняет функцию влажной камеры, предохраняющей семязачатки от высыхания, поедания их насекомыми и от резких колебаний температуры. Этим покрытосеменные существенно отличаются от голосеменных, у которых семязачатки лежат открыто на мегаспорофиллах. Место прикрепления семязачатков в завязи называется *плацентой*. Семязачатки сообщаются с плацентой с помощью семяножки. Плацента обычно имеет вид вздутия, выроста или выступа, образованного тканями завязи. В зависимости от формы цветоложа различают *положение завязи в цветке* — *нижнее* и *верхнее* (рис. 7.8). Верхняя завязь располагается на цветоложе любой формы (плоское, вогнутое, выпуклое) свободно, не срастаясь с другими частями цветка (тюльпан, вишня, малина). Нижняя завязь формируется за счет срастания с другими частями цветка так, что ее нельзя выделить, не нарушая целостности цветка (яблоня, рябина, тыквенные). Полунижняя завязь в отличие от нижней частично срастается с цветоложем.

Типы гинецея (G). Структурной единицей гинецея является плодolistик. Если плодolistик образует единственный пестик в цветке, то такой гинецей называется *монокарпным* (бобовые). Края единственного плодolistика свертываются и срастаются, образуя на месте сращения так называемый брюшной шов. На стороне, противоположной брюшному шву, находится средняя жилка плодolistика, образующая спинной шов. В результате формируется одnogнездная завязь с семязачатками. Если множество (два и более) плодolistиков образуют множество самостоятельных простых пестиков, то такой гинецей называется *апокарпным* (земляника, малина). Гинецей, формирующийся из нескольких сросшихся плодolistиков, образующих единый пестик, называется *ценокарпным* (яблоня, мак, помидор). В зависимости от способа срастания плодolistиков различают несколько ценокарпных гинецеев: *синкарпный*, *лизикарпный* и *паракарпный*.

Синкарпный гинецей происходит из апокарпного в результате бокового срастания сближенных апокарпных плодolistиков. У синкарпного гинецея края плодolistиков заворачиваются внутрь до центра, срастаются краями с боковыми поверхностями и образуют одну завязь, разделенную на камеры, называемые гнездами. Число гнезд равно числу плодolistиков (картофель, тюльпан). Плаценты в таких завязях находятся во внутренних углах гнезд завернувшихся плодolistиков.

У *лизикарпного гинецея* так же, как у синкарпного, плодolistики срастаются между собой краями и по боковым стенкам,

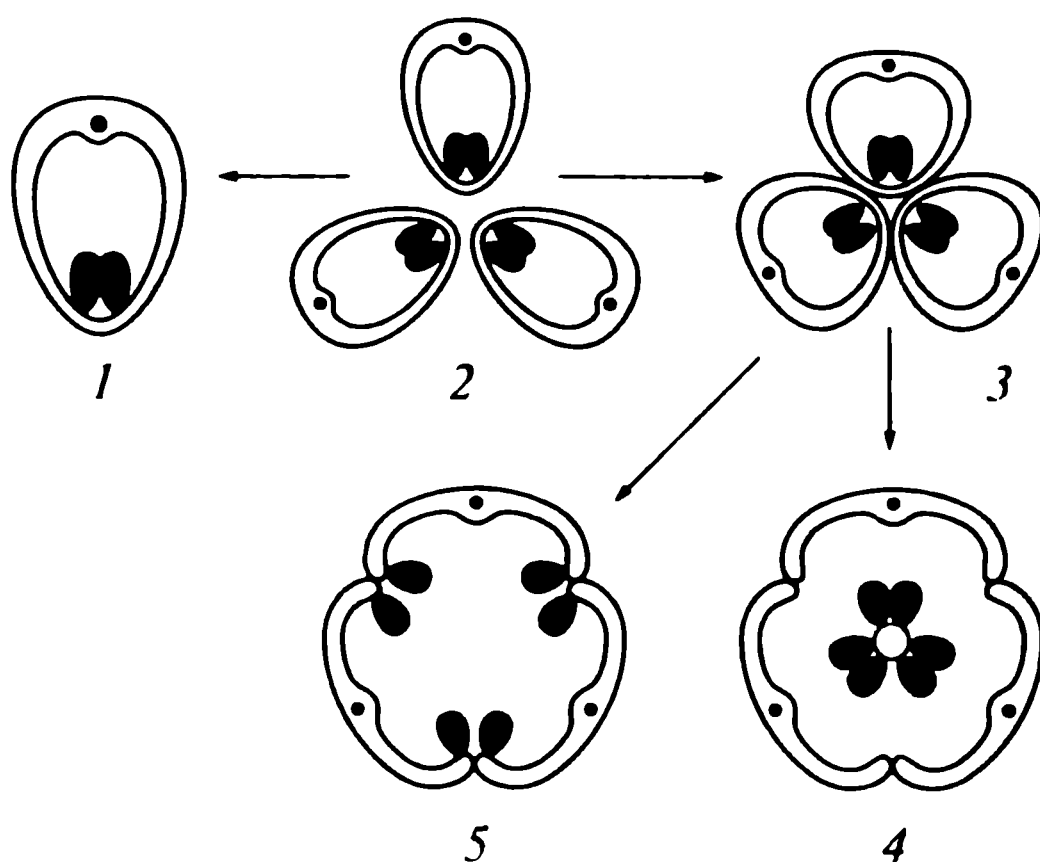


Рис. 7.9. Различные типы гинецеев:

1 — монокарпный; 2 — апокарпный; 3—5 — ценокарпные (3 — синкарпный; 4 — лизикарпный; 5 — паракарпный)

но затем перегородки лизируются. Поэтому образуется одногнездная завязь с колончатой плацентацией (первоцветные, гвоздичные).

Паракарпный гинецей формируется из синкарпного за счет срастания только краев соседних плодолистиков, вследствие чего образуется одногнездная завязь с постенной плацентацией (рис. 7.9). У ряда растений плаценты сильно разрастаются и выпячиваются в полость завязи (маковые, тыквенные). У некоторых растений такие плаценты срастаются между собой, образуя в завязи ложные перегородки (капустные).

Другие части цветка. Для насекомоопыляемых растений характерно наличие *нектарников*. Нектарники имеют разнообразное происхождение и форму: участки железистой ткани на внутренней поверхности гипантия, на базальной части тычиночных нитей, отдельные железки в виде бугорков или кольцеобразных валиков между тычинками и пестиком и т. д. В нектаре содержатся главным образом сахара. Нектар экскретируется или через клеточную стенку, или через устьица у менее специализированных нектарников.

Цикличность цветка. У большинства растений части цветка образуют хорошо заметные *круги (циклы)*. Наиболее распространены пяти- и четырехкруговые, т. е. пента- и тетрациклические цветки. Число частей цветка в каждом круге может быть различным. В зависимости от этого цветки бывают пятичленные (пятимерные) — у большинства двудольных, реже — двух- или четырехчленные (маковые, капустные), а также трехчленные (трехмерные) — у большинства однодольных. Иногда число кругов и членов в них увеличивается (у садовых форм). У большинства покрытосеменных все части цветка расположены на цветоложе в виде концентрических кругов (цветок круговой, *циклический*). В других случаях (магнолия, купальница, ветреница) они расположены по спирали (цветок спиральный, *ациклический*). Иногда одни части цветка расположены в кругах, другие — по спирали (цветок полукруговой, *гемициклический*). В последних околоцветник имеет циклическое, а тычинки и пестики — спиральное расположение (лютик), или чашечка — спиральное, а остальные части цветка — циклическое (шиповник).

Симметричность цветка. По особенностям симметрии цветки делят на *актиноморфные*, или *правильные*, через которые можно провести много плоскостей симметрии (зонтичные, капустные), что в формуле цветка обозначается значком (*), и *зигоморфные* (бобовые, злаковые), через которые можно провести только одну вертикальную плоскость симметрии — ($\uparrow$) (рис. 7.10). Если через цветок нельзя провести ни одной плоскости симметрии, его называют *несимметричным*, или *асимметричным* (валериана лекарственная, канновые).

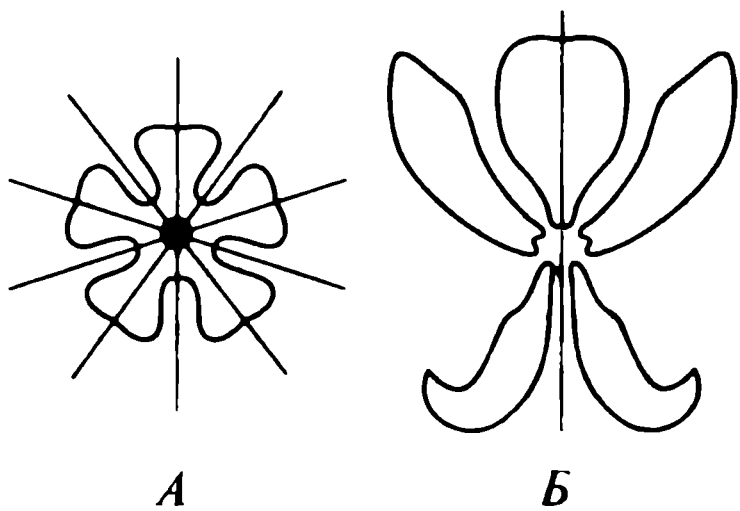


Рис. 7.10. Актиноморфные (А) и зигоморфные (Б) цветки

Формула и диаграмма цветка.

Соотношение частей цветка можно выразить в виде формулы. При ее составлении пользуются следующими обозначениями: чашечка (Calyx) — Ca, венчик (Corolla) — Co, андроцей (Androeceum) — A, гинецей (Gynoeceum) — G, простой околоцветник (Perigonium) — P.

Типы цветков имеют также условные обозначения: обоеполый (это указание в формуле обычно опускают), пестичный, тычиночный, *актиноморфный, ↑зигоморфный (значки ставятся перед символом).

Число членов каждой части цветка обозначают цифрами (пятилепестный венчик — Co_5 , шестичленный андроцей — A_6), а в том случае, если их число в цветках одного и того же вида непостоянно (обычно больше 12), — значком ∞ . В случае срастания между собой одноименных членов число заключают в скобки: сросшийся пятичленный венчик — $Co_{(5)}$, двубратственный андроцей — $A_{(9,1)}$. Если они расположены несколькими кругами, то цифры, указывающие на число членов в отдельных кругах, соединяют знаком «+» (P_{3+3}). При верхней завязи цветок является подпестичным, поэтому под цифрой числа плодолистиков ставят черточку $G_{(2)}$, при обозначении нижней завязи — цветок надпестичный — черточку ставят над цифрой $G_{(2)}$. Например, формулы цветков:

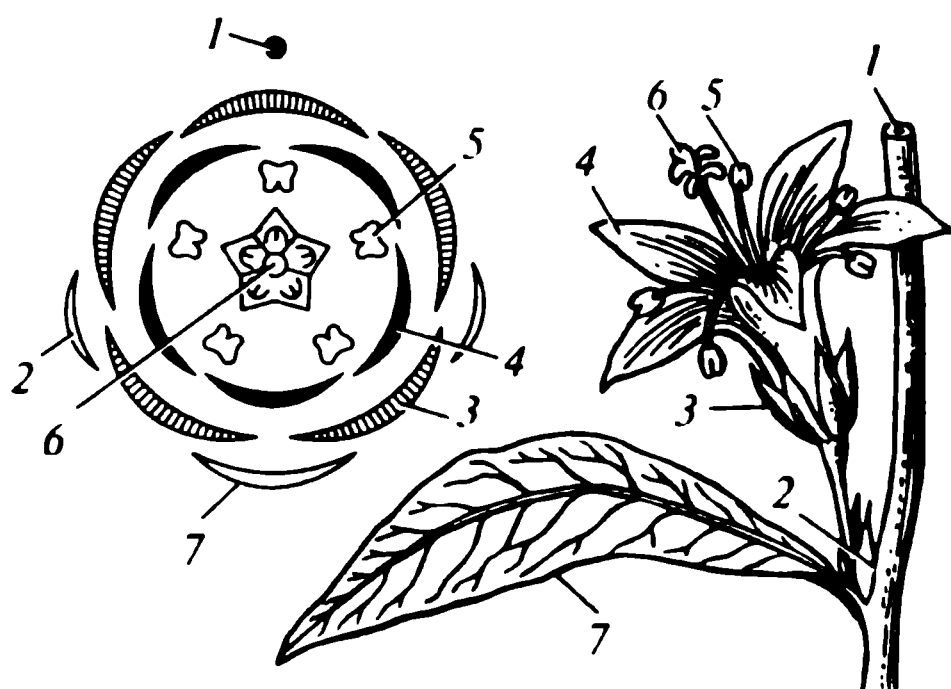


Рис. 7.11. Построение диаграммы цветка:

1 — ось соцветия; 2 — прицветник; 3 — чашелистик; 4 — лепесток; 5 — тычинка; 6 — гинецей; 7 — кроющий лист

яблони — $*Ca_5Co_5A_{\infty}G_{(3)}$; шиповника — $*Ca_5Co_5A_{\infty}G_{\infty}$; гороха — $\uparrow Ca_{(5)}Co_{(1,2,1)}A_{(9),1}G_1$; цветка картофеля — $*Ca_{(5)}Co_{(5)}A_5G_{(2)}$

При простом околоцветнике знаки чашечки и венчика не применяются, и он обозначается буквой Р (перигониум). Например, формула цветка тюльпана — $*P_{3+3}A_{3+3}G_{(3)}$.

Для пространственного изображения всех частей цветка составляют схематическую проекцию среза цветка на плоскости, называемую *диаграммой*.

Принят единый способ ориентации диаграммы: ось соцветия вверх, а кроющий лист вниз. На диаграмме части цветка имеют условные обозначения (рис. 7.11). Части околоцветника на диаграмме обозначаются дугами: чашелистики — с выступом на середине дуги, лепестки — без выступа. Тычинки обозначаются в форме поперечного разреза пыльника; гинецей — в виде поперечного разреза завязи. В случае срастания между собой отдельных членов цветка фигуры, обозначающие их на диаграмме, соединяются дугами.

Цветение. Однолетние растения зацветают не ранее как через 20—30 дней после посева. Все однолетние (рожь, пшеница) и двулетние (редька, капуста, морковь) растения цветут и плодоносят один раз в жизни, после чего погибают, поэтому их называют *монокарпическими*, или *монокарпиками*. Многолетние травы зацветают на второй и более поздний год жизни, а многие деревья — через десятки лет. У многолетних растений, как правило, цветение и плодоношение многократно повторяются в течение жизни, поэтому их называют *поликарпическими*, или *поликарпиками*. Лишь немногие многолетние растения являются монокарпиками, т.е. после первого цветения и плодоношения отмирают (некоторые агавы, бамбуки, пальмы, ферулы).

СЕМЯЗАЧАТОК

Семязачатки — это небольшие образования, располагающиеся в завязи пестика и развивающиеся в семя. Семязачаток формируется из меристематического бугорка, возникающего на плодолистике. Место прикрепления семязачатка к плодолистiku называется *плацентой*. Число семязачатков может колебаться от одного (пшеница, вишня, подсолнечник) до нескольких тысяч (мак) и миллионов (орхидные).

Развившийся семязачаток имеет: *семяножку*, посредством которой он прикрепляется к плаценте; центральную часть — *нуцеллус* (гомолог мегаспорангия); один или два *интегумента* (покрова) семязачатка, которые на верхушке не срастаются и образуют *микропиле*, или пыльцевход; противоположную микропиле базальную часть семязачатка — *халазу*, где нуцеллус и интегументы сли-

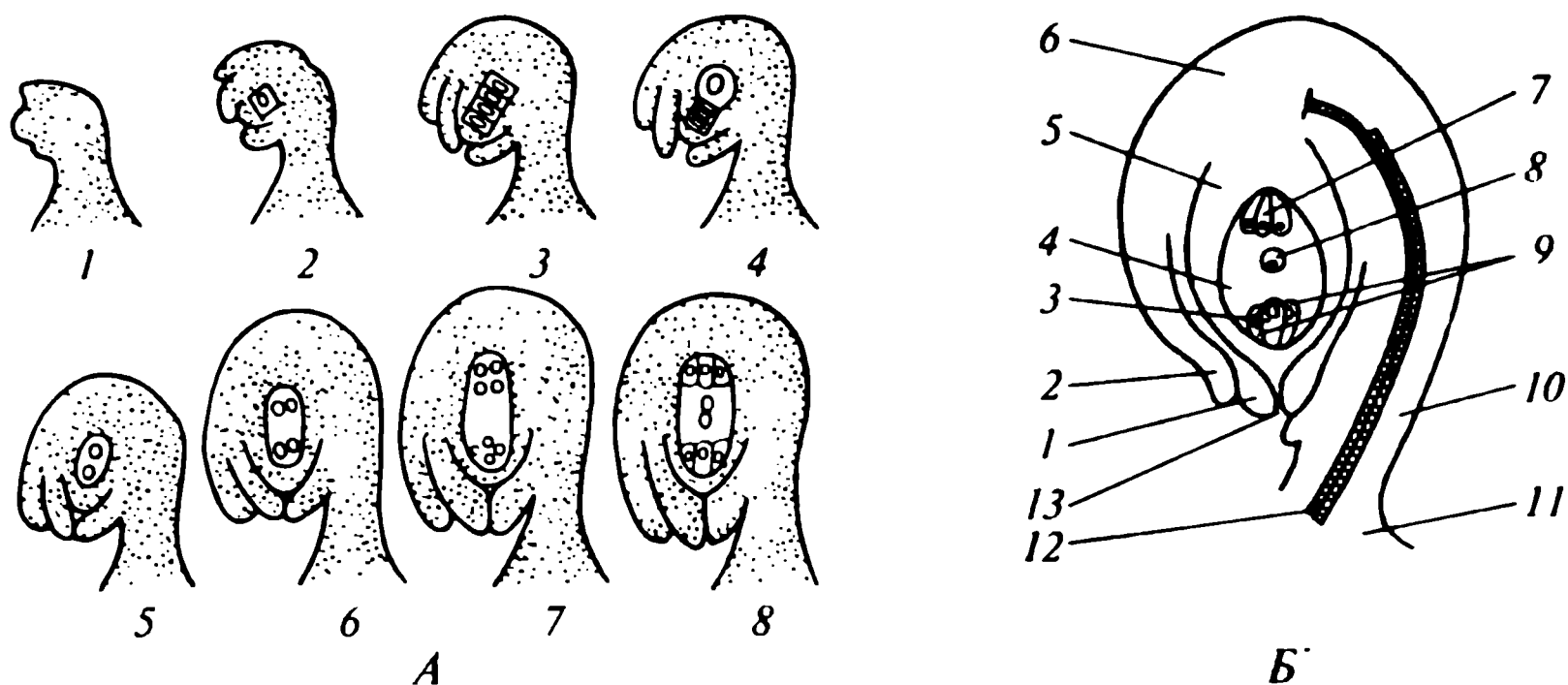


Рис. 7.12. Семязачаток с зародышевым мешком:

А — схема формирования зародышевого мешка: 1, 2, 3, 4 — развитие нуцеллуса; обособление и мейоз клетки археспория, отмирание трех мегаспор; 5, 6, 7, 8 — развитие женского гаметофита (зародышевого мешка из оставшейся мегаспоры); *Б* — строение семязачатка: 1, 2 — внутренний и наружный интегументы; 3 — яйцеклетка; 4 — зародышевый мешок; 5 — нуцеллус; 6 — халаза; 7 — антиподы; 8 — вторичное ядро; 9 — синергиды; 10 — фуникулюс; 11 — плацента; 12 — проводящий пучок; 13 — пыльцевход (микропиле)

ваются. Семяножки бывают прямые — *атропные*; обратные — *анатропные*; растянутые в области нуцеллуса — *кампилотропные*. В семязачатке происходят следующие процессы: *мегаспорогенез* — формирование мегаспор; *мегагаметогенез* — формирование женского гаметофита и *оплодотворение*.

Мегаспорогенез и мегагаметогенез. Центральной частью семязачатка является нуцеллус, который гомологичен мегаспорангию. У цветковых растений в нуцеллусе, вблизи верхушки (в области микропиле), из клеток археспория обособляется одна материнская клетка (мегаспора), имеющая, как и все растение, диплоидный набор хромосом. После мейотического деления этой клетки образуются четыре гаплоидные мегаспоры, располагающиеся, как правило, линейно — от микропиле к халазе. Таким образом, происходит *мегаспорогенез*.

Далее начинается *мегагаметогенез*, т.е. формирование женского гаметофита — *зародышевого мешка*. Из четырех образовавшихся мегаспор три дегенерируют и рассасываются, а одна мегаспора, обращенная ближе к халазе, начинает делиться и из нее развивается женский гаметофит — зародышевый мешок. При этом ядро мегаспоры претерпевает три последовательных митотических деления (эндомитоз), в результате чего образуются восемь моноплоидных ядер. После первого деления мегаспоры образуются два ядра, которые расходятся к полюсам удлиняющейся мегаспоры. Далее каждое из этих ядер синхронно делится еще два раза, в результате у каждого полюса возникают четыре ядра. На этой вось-

миедерной стадии процесс деления ядра женского гаметофита заканчивается. При этом мегаспора разрастается, оттесняя ткань нуцеллуса к интегументам. От каждой из двух четверок ядер в центральную часть зародышевого мешка отходит по одному ядру. Эти так называемые полярные ядра сближаются в центральной части и, сливаясь, образуют диплоидное вторичное ядро. В дальнейшем семь ядер зародышевого мешка претерпевают фазу цитоплазматического деления, т.е. каждое ядро с участком цитоплазмы окружается плазматической мембраной, следовательно, образуются семь отдельных клеток (рис. 7.12).

У микропилярного полюса гаметофита три клетки формируют яйцевой аппарат, одна из которых, наиболее крупная, называется *яйцеклеткой*, а две другие вспомогательные клетки — *синергидами*. Три клетки халазального полюса получили название *антипод*. В центральной части зародышевого мешка располагается клетка с диплоидным ядром. Так возникает женский гаметофит, который сильно редуцирован даже по сравнению с гаметофитом голосеменных и полностью лишен архегониев.

Опыление. Для образования зародыша должны произойти опыление и оплодотворение. *Опыление* — это процесс переноса пыльцы с тычинки на рыльце пестика. Опыление впервые появляется у голосеменных растений, но наибольшего совершенства достигает у покрытосеменных.

Различают два типа опыления: *самоопыление* и *перекрестное опыление*. При самоопылении на пестик цветка попадает пыльца того же растения; если перенос пыльцы осуществляется между цветками разных особей, то происходит перекрестное опыление. Считается, что оно свойственно 90 % растений. Перекрестное опыление обуславливает высокий уровень гетерозиготности популяций. Это создает большие возможности для естественного отбора. Строгое самоопыление встречается относительно редко (например, у гороха) и может вести к расщеплению вида на ряд чистых линий, т.е. делает популяции гомозиготными.

Для эволюционного процесса считается оптимальным сочетание самоопыления и перекрестного опыления, что чаще всего и имеет место в природе. Одна из форм, ограничивающих самоопыление, — двудомность, т.е. на одних растениях развиваются только мужские (тычиночные) цветки, а на других — женские (пестичные), имеющие только гинецей. Однодомные растения имеют цветки, содержащие и андроцей, и гинецей. Другая форма, ограничивающая самоопыление, — полная и физиологическая несовместимость. Она выражается в подавлении при самоопылении прорастания пыльцы на рыльце пестика той же особи.

Выделяют два типа перекрестного опыления — *биотическое* и *абиотическое*. Биотическое опыление осуществляется животными,

абиотическое — с помощью неживых факторов внешней среды (ветер, вода у водных растений).

Двойное оплодотворение. Пыльца, попав на рыльце пестика, начинает прорасти. Из вегетативной клетки образуется пыльцевая трубка, а из генеративной — два спермия. Пыльцевая трубка проникает в зародышевый мешок и, достигнув яйцеклетки, лопается, что обеспечивает проникновение в него спермиев. Один спермий копулирует с *яйцеклеткой*, образуя *зиготу*, дающую начало *зародышу*. Вторым спермием сливается со *вторичным диплоидным ядром*, располагающимся в центре зародышевого мешка, что приводит к образованию триплоидного ядра. В результате формируется *триплоидная клетка*, развивающаяся в специальную питательную ткань — *эндосперм* ($3n$) (греч. эн-дон — внутри, сперма — семя). Таким образом, происходит *двойное оплодотворение*, свойственное только покрытосеменным растениям. Впервые оно было описано в 1898 г. выдающимся русским цитологом и эмбриологом С. Г. Навашиным. Прочие клетки зародышевого мешка — антиподы и синергиды — разрушаются.

Биологический смысл двойного оплодотворения состоит в том, что триплоидный эндосперм развивается лишь в случае оплодотворения, чем достигается существенная экономия энергетических и пластических ресурсов, в отличие от голосеменных растений, у которых образование эндосперма не связано с оплодотворением.

У покрытосеменных растений эндосперм называется вторичным, или белком. Только у покрытосеменных растений зародыш (спорофаза) начинает свое развитие самостоятельно за счет триплоидной фазы. У всех предшествующих групп (голосеменные и др.) зародыш развивается за счет гаметофазы.

Таким образом, из составных частей цветка образуются:

- 1) из оплодотворенной яйцеклетки — *зародыш* ($2n$);
- 2) из диплоидного ядра — *эндосперм* ($3n$);
- 3) из интегументов семязачатка — *семенная кожура семени* ($2n$);
- 4) из нуцеллуса — *перисперм семени* ($2n$);
- 5) из стенок завязи и часто с участием других элементов цветка (чашечки, цветоложа) — стенка плода (*перикарпий*). Перикарпий имеет три слоя: наружный — *экзокарпий*, средний — *мезокарпий* и внутренний — *эндокарпий*.

У многих цветковых (около 10 % видов) в процессе эволюции половое размножение замещается различными формами бесполого. Из них наиболее известен *апомиксис*, при котором семена у апомиктических растений образуются без оплодотворения. При этом не происходит обмена генетической информацией, поэтому все апомиктические особи имеют одинаковую генетическую и соматическую конституцию. Хорошим примером растения с апомиктическим образованием семян по типу партеногенеза яв-

ляется одуванчик, отличающийся своей высокой жизнеспособностью. Нередко, особенно у многолетних корневищных растений преобладает вегетативное размножение, а семенное подавлено.

СОЦВЕТИЯ

Соцветием называют побег или систему специализированных побегов, несущих цветки. Соцветия свойственны большинству цветковых растений. Они имеют главную ось (ось соцветия) и боковые оси. Боковые оси могут ветвиться или быть не разветвленными и нести цветки. На осях соцветий есть узлы и междоузлия. На узлах соцветия располагаются прицветники, а на узлах цветоножки — прицветнички.

Биологический смысл возникновения соцветия заключается в возрастающей вероятности опыления цветков как у энтомофильных, так и анемофильных растений. Несомненно, соцветия более заметны среди зелени листьев, нежели единичные цветки, и насекомое за единицу времени посетит гораздо больше цветков, если они собраны в соцветия. Обычно соцветия группируются близ верхней части растения на концах ветвей, но иногда, особенно у тропических деревьев, возникают на стволах и толстых ветвях. Такое явление известно под названием *каулифлории* (лат. *каулис* — стебель, *флос* — цветок). В качестве примера можно привести шоколадное дерево (*Theobroma cacao*). Считается, что в условиях тропического леса каулифлория делает цветки более доступными для насекомых-опылителей.

В зависимости от степени разветвления осей соцветия делят на *простые* и *сложные*. У простых соцветий на главной оси располагаются одиночные цветки (черемуха, подорожник, подсолнечник); у сложных соцветий на главной оси расположены не одиночные цветки, а боковые оси (донник лекарственный, сирень, пшеница, мятлик). У одних растений апикальные меристемы расходятся на формирование верхушечного цветка, и в этом случае соцветия относят к *закрытым* (*симподиальным*), или *определенным*. У закрытых соцветий верхушечные цветки обычно раскрываются раньше нижележащих боковых, и поэтому их называют *верхоцветными*. У других растений апикальные меристемы остаются в вегетативном состоянии, и такие соцветия называют *открытыми* (*моноподиальными*), или *неопределенными*. У открытых соцветий цветки распускаются последовательно снизу вверх, поэтому их называют *бокоцветными*.

Классификация соцветий достаточно сложна, но в справочниках и определителях по систематике растений учитывают два признака: *характер ветвления* и *способ нарастания*.

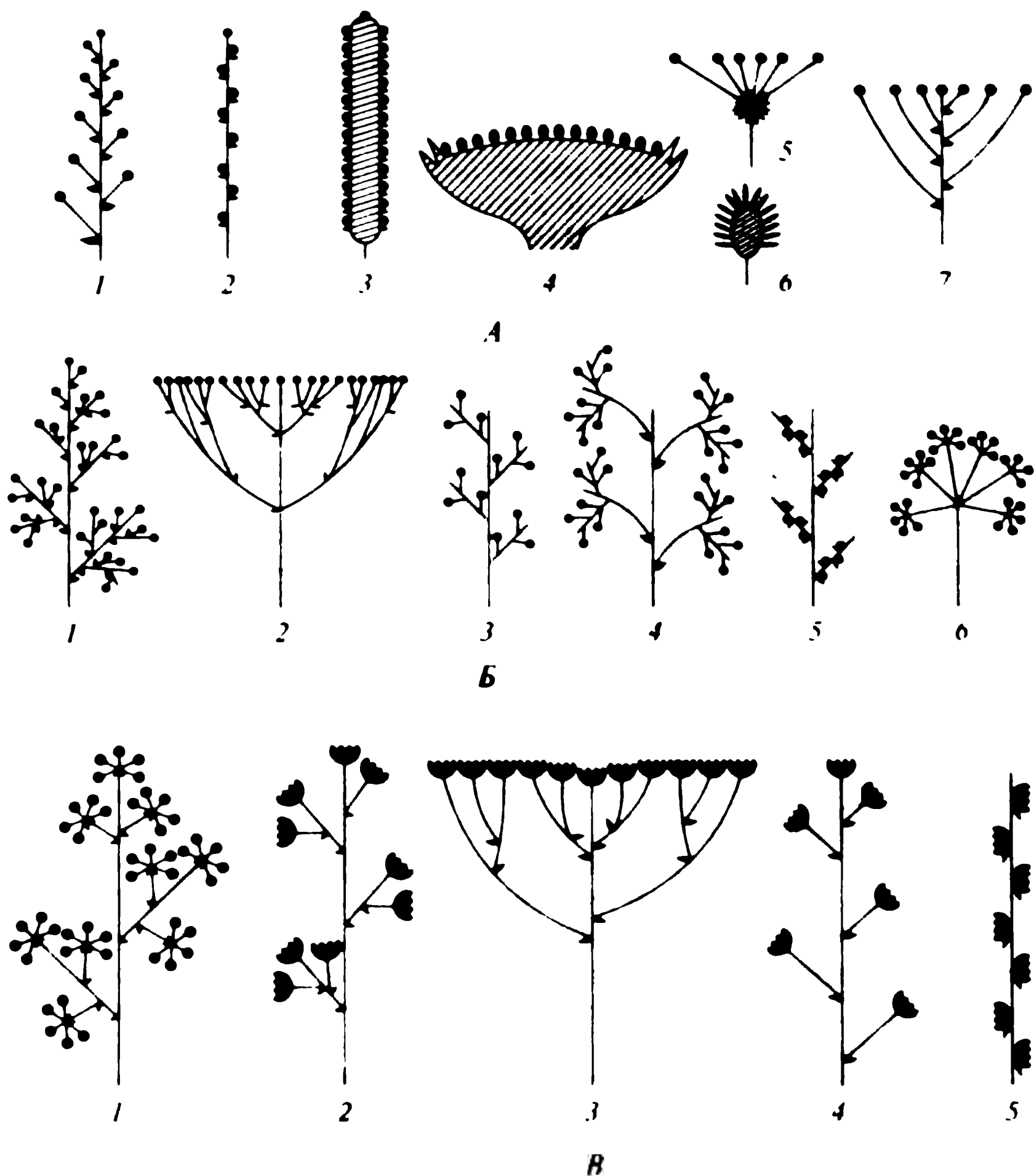


Рис 7.13. Типы ботрических соцветий:

A — простые соцветия 1 — кисть, 2 — колос, 3 — початок, 4 — корзинка, 5 — простой зонтик, 6 — головка, 7 — щиток, **B** — сложные соцветия 1 — метелка, 2 — сложный щиток, сложная кисть и ее производные: 3 — двойная кисть, 4 — тройная кисть, 5 — двойной колос, 6 — сложный зонтик; **B** — типы агрегатных соцветий 1 — метелка зонтиков, 2 — метелка корзинок, 3 — щиток корзинок, 4 — кисть корзинок, 5 — колос корзинок

Моноподиальные соцветия. Существует несколько типов моноподиальных (ботрических) соцветий (рис. 7.13).

Простые ботрические соцветия (от греч. ботрион — кисть). Такие моноподиальные соцветия различаются по длине и форме главной оси, а также по наличию или отсутствию цветоножек.

Кисть — основной вариант простых соцветий; ось тонкая, с цветками на цветоножках более или менее одинаковой длины, которые поочередно прикрепляются к главной оси соцветия. Они бывают односторонние (ландыш) и двусторонние (черемуха).

Щиток — соцветие, сходное с кистью, но у щитка нижние цветоножки длиннее верхних и поэтому все цветки расположены на одном уровне и в одной плоскости (рябина, боярышник).

Зонтик — производное кисти с сильно укороченной тонкой осью и цветками на цветоножках одинаковой длины (вишня, чистотел, примула).

Головка — видоизмененный зонтик, у которого разрастается главная ось в виде головки, а на ней располагаются цветки на укороченных цветоножках (клевер, люцерна).

Колос — производное кисти, отличающееся от нее отсутствием цветоножек (подорожник).

Сережка — повислый колос, т.е. колос с мягкой осью, несущий однополые цветки; после цветения соцветие обычно целиком опадает (ива, тополь).

Початок — разновидность колоса с толстой мясистой осью (кукуруза). Часто початок окружен листом разной формы и окраски, который называют *покрывалом*, или *крылом*.

Корзинка — главная ось соцветия разрастается в виде чаши или ложа, на котором располагаются сидячие цветки, окруженные со всех сторон (часто в два ряда) видоизмененными прицветными листьями — листовой оберткой (подсолнечник, ромашка). Поскольку корзинка — соцветие моноподиальное, распускание цветков в ней идет центростремительно (от периферии к центру).

Сложные ботрические соцветия. К сложным соцветиям относятся *составные (агрегатные)* соцветия, имеющие главную ось, на которой располагаются парциальные (чайные) соцветия. Они характеризуются тем, что тип нарастания главной оси иной, чем у парциальных соцветий: например, метелка корзинок (полынь обыкновенная), кисть зонтиков (плющ обыкновенный), колос корзинок (сушеница лесная). Сложные ботрические соцветия могут быть открытыми и закрытыми.

Сложная кисть (метелка) — соцветие с удлинённой моноподиальной главной осью, на которой располагаются парциальные простые ботрические соцветия — кисти. В зависимости от степени ветвления различают двойную кисть, когда на главной оси располагаются оси (простые кисти) второго порядка (донник, вероника простертая), и тройную кисть, имеющую оси третьего порядка (хрен, алоэ крупноплодное).

У метелки нижние парциальные соцветия (простые кисти) ветвятся гораздо сильнее верхних и более развиты, вследствие чего

метелка имеет пирамидальную форму (мятлик, сирень, гортензия метельчатая).

Сложный колос — на удлиненной главной оси соцветия располагаются простые колосья, называемые *колосками* (пшеница, рожь, ячмень): морфологически сходен с двойной кистью.

Сложный зонтик — соцветие с укороченной главной осью, на которой расположена розетка верховых листьев, называемая общей *оберткой*. Из пазух листьев выходят оси, завершающиеся парциальными соцветиями — простыми зонтиками, которые называют *зонтичками*. Цветки в зонтичках часто имеют выраженные прицветники, составляющие *оберточки*. Сложные зонтики свойственны многим растениям семейства сельдерейные (морковь, петрушка, укроп, сельдерей). Это открытые соцветия, поэтому цветки в них распускаются центростремительно.

Цимозные (от греч. кюма — волна), или симподиальные, соцветия. Получили название по особому способу зацветания. Цимозные (симподиальные) соцветия (рис. 7.14) закрытые, главная ось у них не выражена, а парциальные соцветия имеют симподиальное ветвление. Цветки возникают в пазухах прицветных листьев на осях предыдущих порядков, т. е. распускание цветков происходит центробежно. В зависимости от числа боковых осей цимониды разделяют на три основных типа: монохазий, дихазий, плейохазий.

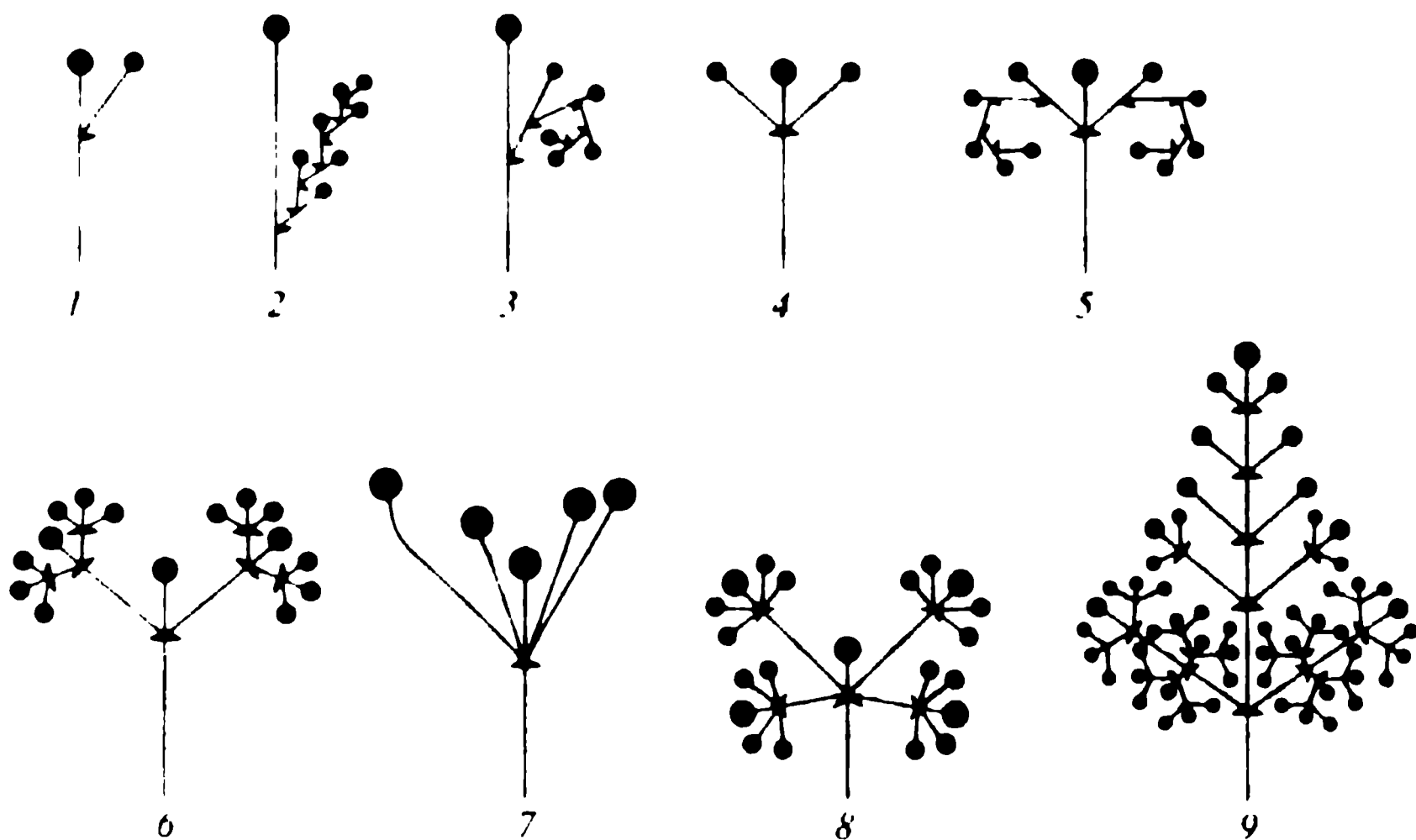


Рис. 7.14 Типы цимонидных (1—8) соцветий и пример тирса (9):
монохазии: 1 — «элементарный» монохазий, 2 — извитина, 3 — завиток; *дихазии*: 4 — простой, 5 — двойной, или двойной завиток, 6 — тройной; *плеюхазии*: 7 — простой; 8 — двойной; 9 — тирс

Монохазий (однолучевик) — такое цимозное соцветие, у которого каждая материнская ось несет одну дочернюю, формирующуюся под цветком, завершающим ось предыдущего порядка. В зависимости от направления осей различают два типа монохазиев: завиток и извилина.

Завиток (улитка) — от оси первого порядка отходит ось второго порядка, от второго — ось третьего порядка и т.д., но при этом оси отходят только в одном направлении, как бы закручиваясь в улитку или завиток (незабудка и другие представители семейства бурачниковых).

Извилина — от оси первого порядка отходит ось второго порядка, от второго — третьего, и т.д., то в одну, то в другую сторону (лютик едкий).

Дихазий (двулучевик) — соцветие, у которого под верхушечным цветком главной оси развиваются два парциальных соцветия, при этом каждая ось предыдущего порядка несет две оси следующего порядка. К *дихазиям* относятся развилина и двойной завиток.

Развилина — под цветком главной оси образуются супротивно расположенные ветви (оси), заканчивающиеся цветками. В дальнейшем каждая из этих осей также образует две супротивно расположенные оси следующих порядков (гвоздика).

Двойной завиток — под цветком главной оси супротивно образуются два простых завитка (картофель).

Плейохазий (многолучевик) — соцветие, у которого каждую ось предыдущего порядка сменяют более двух осей следующего порядка (молочай, родиола).

ПЛОД

Плод — орган размножения покрытосеменных растений, развивающийся из одного цветка и заключающий семена. Плод (или соплодия) у покрытосеменных растений развивается из завязи после цветения. Из стенки завязи формируется стенка плода — околоплодник (перикарп, или перикарпий (греч. *пери* — около, *карпос* — плод)). В нем выделяют три зоны: наружную, среднюю и внутреннюю. Наружная зона называется *экзокарпием*, средняя — *мезокарпием*, внутренняя — *эндокарпием*. Все три зоны хорошо различимы. Например, в плоде вишни тонкий кожистый наружный слой — экзокарпий, съедобная сочная мякоть плода — мезокарпий, твердая косточка из каменистой ткани, окружающая единственное семя — эндокарпий (рис. 7.15). Нередко эти зоны околоплодника различаются слабо. Стенка плода может быть сухой и сочной (мясистой).

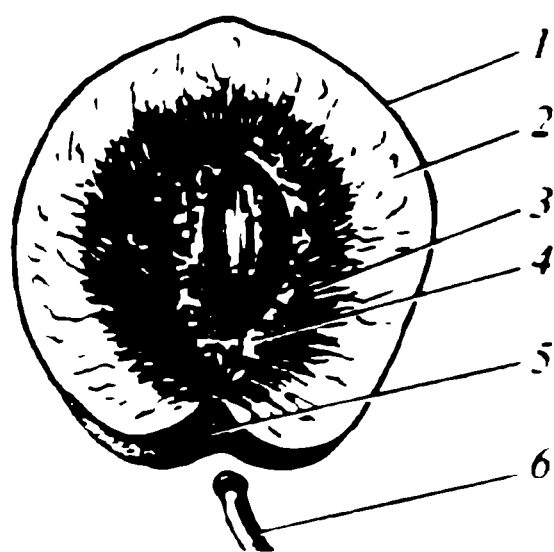


Рис. 7.15. Строение плода (однокоствянки) персика обыкновенного (*Persica vulgaris*):

1—3 — околоплодник, или перикарпий (1 — экзокарпий; 2 — мезокарпий; 3 — эндокарпий); 4 — семя, 5 — след плодоножки; 6 — плодоножка

Функции плода — формирование, защита и распространение семян. Максимальное число семян в плоде равно числу семязачатков в завязи, но обычно меньше, так как не все семязачатки достигают зрелости.

семязачатков в завязи, но обычно меньше, так как не все семязачатки достигают зрелости.

Плоды в зависимости от *структуры стенки* делят на *сухие* и *сочные*. Сухие плоды бывают вскрывающимися или нескрывающимися, смотря по тому, вскрывается (растрескивается) стенка плода после созревания или нет. Эволюционно сочные плоды появились как производные сухих. Стенка сочного плода может развиваться либо из стенки завязи (перикарпа), либо из стенки завязи, сросшейся с цветочной трубкой или с вогнутым цветоложем.

Соплодия — это образования, возникшие путем срастания завязей отдельных цветков одного соцветия. Например, у ананаса ось соцветия срастается с многочисленными завязями и основаниями прицветников в мясистую сочную ткань. У шелковицы «тутовая ягода» образована сближенными, но не срастающимися друг с другом семянками, которые заключены в сочные, съедобные, окрашенные околоцветники. У инжира (винной ягоды) плоды семянки также не срастаются и находятся в полномместилище, мясистая стенка которого образована осями соцветия. У каштана настоящего соплодие формируется из нижней синкарпной завязи женского цветка ($G_{(6-9)}$) и состоит из двух-трех желудей луковичеобразной формы.

Морфогенетическая классификация плодов основана на типе гинецея. По этому признаку выделяют четыре главных типа. 1. *Апокарпии* образуются из цветков с апокарпным гинецеєм. Из каждого свободного пестика одного цветка формируется отдельный плодик. 2. *Монокарпии* возникают из цветков, имеющих монокарпный гинецей. Они генетически родственны апокарпиям и образовались в результате редукции плодолистиков до одного. 3. *Ценокарпии* (синкарпий, лизикарпий и паракарпий) формируются из цветков с ценокарпным гинецеєм. 4. *Псевдомонокарпии* внешне похожи на монокарпии, но образуются из гинецея, в котором первоначально закладываются два или более плодолистиков, но потом чаще развивается только один. В результате возникает одногнездная завязь с одним семязачатком.

Плоды апокарпии — наиболее архаичные плоды, всегда возникающие из цветков с верхней завязью (рис. 7.16).

Многолистовка — многосеменной сборный плод, состоящий из простых листовок (от двух и более), каждая из которых возникает из отдельного пестика апокарпного гинецея, например магнолиевые и лютиковые (купальница, калужница болотная). Редко встречается сочная многолистовка, например у дальневосточной лианы лимонника китайского. Сборная сочная листовка представляет собой повислую кисть, состоящую из сидячих шаровидных ярко-красных двусеменных сочных листовок.

Многоорешек — сборный многосеменной плод, возникающий из апокарпного гинецея и состоящий из отдельных односеменных

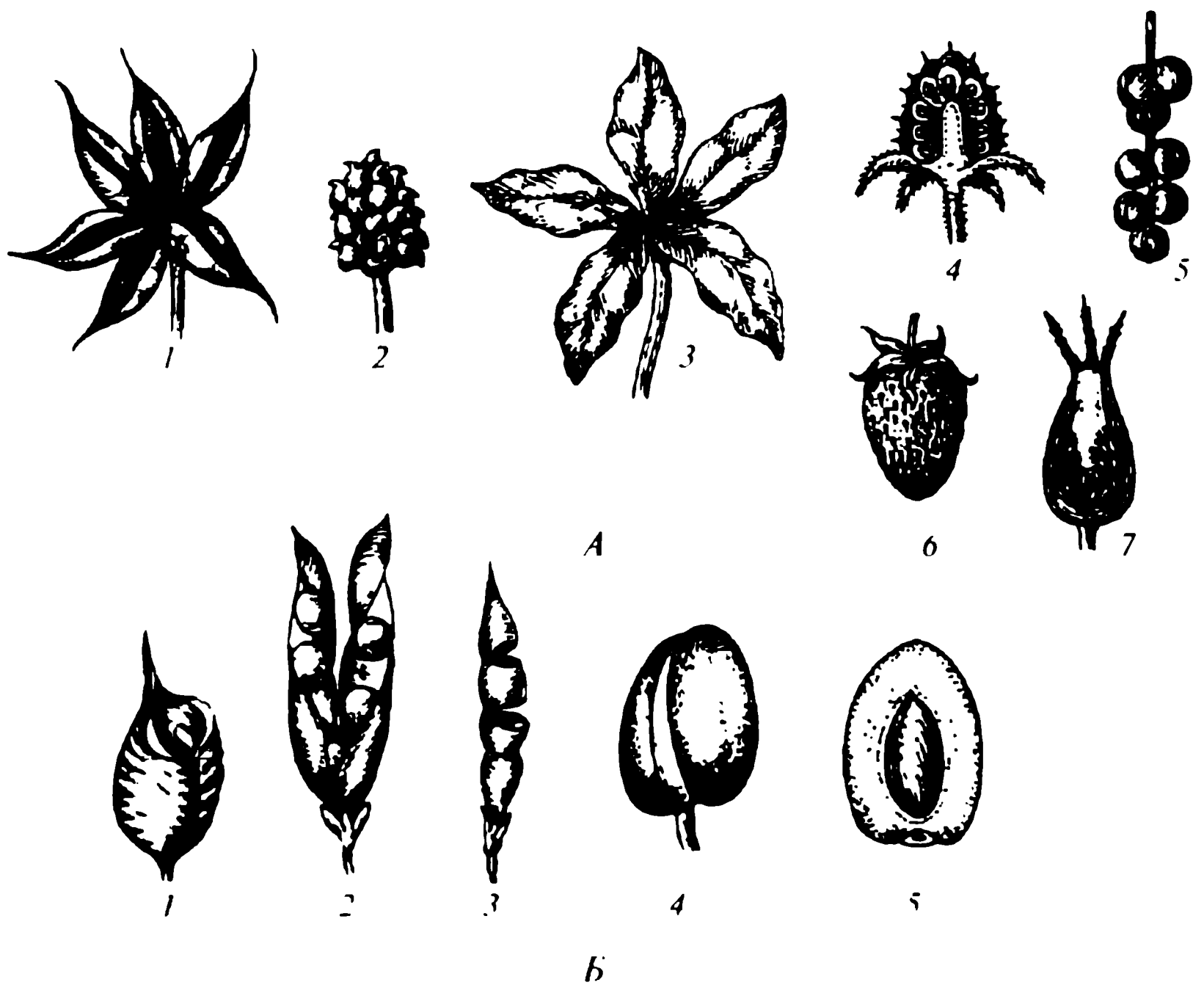


Рис. 7.16 Типы плодов: сухие и сочные апокарпии (А) и монокарпии (Б):

А: 1, 3 — многолистовка (многие лютиковые и лилии); 2 — многоорешек (некоторые лютиковые); 4 — многокостянка (розовцветные из рода *Rubus*); 5 — сочная многолистовка — отдельные плодики сидят на удлиненном цветоносе (лимонник); 6 — земляничина — особый тип сочного многоорешка с разросшимся цветоносом (земляника); 7 — малинородия — особый тип сочного многоорешка с мясистым разросшимся гинантием (малина). Б: 1 — однолистовка (род *Consolida* из сем. лютиковые); 2 — боб (большинство представителей бобовых и некоторых других семейств); 3 — членистый боб; 4 — сухая однокостянка (миндаль); 5 — сочная однокостянка (род *Prunus* из розоцветных)

невскрывающихся плодиков — орешков. Многоорешки характерны для видов лютиков, лапчаток, горицветов, шиповников. Многоорешек шиповника, плодики которого сидят внутри сильно-вогнутого кувшинчатого сочного гипантия, называют *цинородием*. У многоорешка земляники и клубники мелкие орешки сидят на выпуклой, сильно разросшейся поверхности мясистого сочного цветоложа. У этих растений такое видоизменение многоорешка получило название «земляничина», или «фрага».

Многокостянка — сборный плод, возникающий из апокарпного гинецея и состоящий из двух или множества плодиков — костянок. Мезокарпий каждого такого плодика сочный, а эндокарпий — твердый, склерефицированный (малина, ежевика, морошка, костяника).

Плоды монокарпии возникают из цветков с монокарпным гинецеем, образованным одним плодолистиком, и всегда с верхней завязью (см. рис. 7.16).

Однолистовка — одногнездный многосеменной плод, вскрывающийся одной щелью только по брюшному шву, вдоль которого прикрепляются семена (живокость полевая).

Боб — одно-, дву-, многосеменной монокарпий, раскрывающийся по двум швам (спинному и брюшному) от вершины к основанию. Семена располагаются непосредственно на створках вдоль брюшного шва (донник, арахис, горошки, акация). Бобы могут быть спирально закрученные (люцерна посевная), членистые (софора, вязель), односеменные невскрывающиеся (донник, люцерна, клевера) и даже сочные невскрывающиеся (софора японская).

Однокостянка — односеменной невскрывающийся монокарпий с твердым склерефицированным эндокарпием (косточкой). Мезокарпий может быть сочным, как в плодах вишни, черемухи, сливы, абрикоса, или сухим, кожистым и несъедобным, как в плодах миндаля, облепихи. У миндаля съедобно только семя, в двух крупных семядолях которого находятся запасные вещества. Несмотря на то что плод у облепихи сочный, это по существу — сухая костянка, так как экзо- и мезокарп — пленчатые и сросшиеся; эндокарп — кожистый, толстый, темно-коричневый. Сухую костянку окружают сочные ткани разросшейся трубки чашечковидного околоцветника, формирующие мякоть плода.

Плоды ценокарпии — самая многочисленная группа плодов. Возникают они из цветков как с верхней, так и с нижней завязью; при этом, хотя завязь в цветке одна, она образована двумя и более сросшимися плодолистиками (рис. 7.17).

Ягода — многосеменной невскрывающийся плод с сочным мясистым эндо- и мезокарпом и тонким пленчатым или кожистым экзокарпом, в который погружены семена. Например, плоды помидора и картофеля возникают из гинецея, образованного дву-

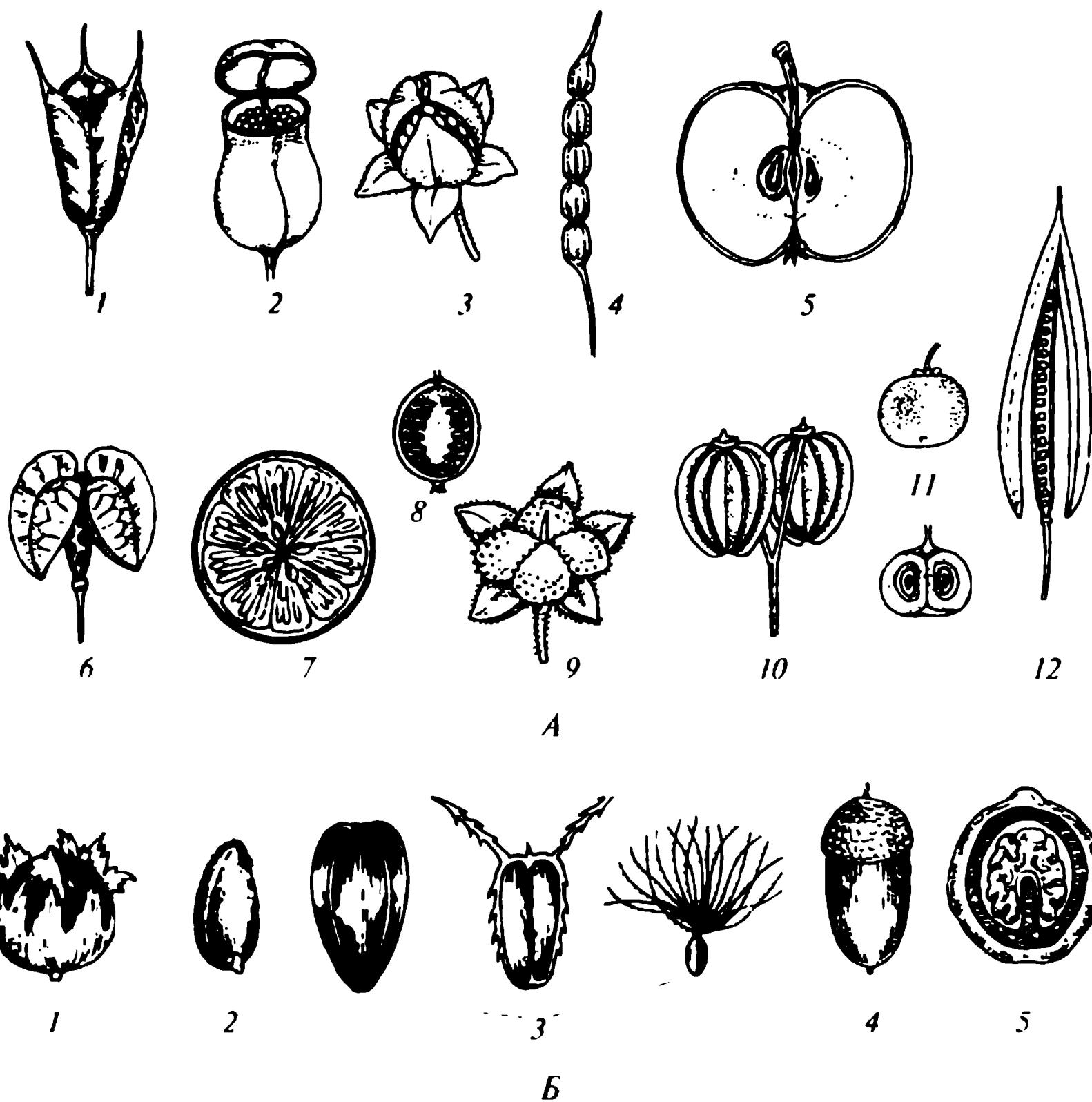


Рис. 7.17 Типы плодов: сухие и сочные ценокарпии (А), псевдомонокарпии (Б):

А: 1 — ценокарпная многолистовка (волосбор из сем. лютиковые); 2 — коробочка, вскрываемая крышечкой (белена); 3 — коробочка, вскрываемая по створкам (представители многих семейств); 4 — членистый стручок (редька дикая из крестоцветных); 5 — яблоко (все представители подсемейства яблоневые, сем. розоцветные); 6 — стручочек (многие крестоцветные); 7 — гесперидий, или померанец (плоды цитрусовых); 8 — ягода (представители многих семейств, типичные ягоды у черники, брусники, винограда и т. д.); 9 — ценобий, видны четыре ярема (плоды бурачниковых и губоцветных); 10 — вислоплодник, разделившийся на два мерикарпия, — пример дробного ценокарпия (плоды зонтичных); 11 — ценокарпная многокостянка (толокнянка); 12 — стручок (большинство крестоцветных). Б: 1 — орех (лещина); 2 — зерновка (ячмень); 3 — сеянки различного типа (представители сложноцветных); 4 — желудь (плоды буковых), 5 — псевдомонокарпная костянка (грецкий орех)

мя сросшимися плодолистиками. Верхняя синкарпная ягода — у винограда, хурмы, томата; нижняя синкарпная ягода — у фейхоа; нижняя паракарпная ягода — у крыжовника и смородины. Изред-

ка у ягод имеется лишь одно относительно крупное семя (барбарис, авокадо).

Гесперидий, или *померанец*, — формируется из синкарпного гинецея, образованного 8—12 плодолистиками с верхней завязью. Это плод цитрусовых из семейства рутовые (мандарин, апельсин, грейпфрут, лимон). Экзокарп — желтая ткань с масляными железками и различным набором эфирных масел, покрытая кутикулой и слоем воска. К экзокарпу прилежит мезокарп — рыхлая белая ткань. Эндокарп пленчатый. Субэпидермальные клетки эндокарпа формируют соковые мешочки на длинных ножках, которые заполняются клеточным соком и образуют съедобную мякоть плода.

Тыква — плод, близкий к ягоде, образуется из паракарпного гинецея, состоящего из трех плодолистиков с нижней завязью, но отличающийся кожистым жестким экзокарпием (представители семейства тыквенные). Мякоть плода образована мезо- и эндокарпом (тыква, дыня) или разросшимися плацентами (арбуз).

Коробочка — многосеменной плод с сухим вскрывающимся перикарпием. Возникает из гинецея, образованного двумя и более плодолистиками. Коробочки очень варьируют по форме и способам вскрывания. Они могут вскрываться зубчиками на верхушке (примулы), дырочками (мак), крышечкой (подорожник, белена), створками, расходящимися по месту срастания плодолистиков (хлопчатник), по средней жилке плодолистиков (тюльпан, ирис, лилия). У чистотела большая коробочка удлиненная, стручковидная, вскрывается двумя створками.

Схизокарпий — ценокарпий, не вскрывающийся, а распадающийся на отдельные доли, что нашло отражение в названии (греч. *схизо* — раскалываю). Схизокарпий распадается продольно на отдельные замкнутые или вскрывающиеся доли *мерикарпии*, содержащие от одного до нескольких семян. Плоды мальвовых (канатник) распадаются на незамкнутые с брюшной стороны мерикарпии, называемые калачиками. Схизокарпий сельдерейных и аралиевых (вислоплодник) состоит из двух мерикарпиев, висящих на карпофоре, который представляет собой сросшиеся брюшные участки двух плодолистиков. Схизокарпий кленовых (двукрылатка) состоит, как правило, из двух (реже трех и более) мерикарпиев, каждый из которых имеет вырост (крыло). Схизокарпий многих яснотковых и бурачниковых называется *ценобием*. Он возникает из двугнездной завязи, у которой на ранних стадиях развития появляются перегородки, разделяющие ее на четыре гнезда. В каждом гнезде располагается по одному семязачатку. Зрелый плод состоит из четырех долей.

Стручок — сухой двугнездный многосеменной плод, возникает из гинецея, образованного двумя сросшимися плодолистиками.

По краям срастания плодолистиков на рамке располагаются семена. Стручки бывают невскрывающимися и вскрывающимися (вскрываются двумя швами по месту срастания краев плодолистиков от основания к верхушке). Стручки могут быть членистыми (редька дикая). Длина стручка превышает ширину в четыре раза и более (горчица, капуста), у стручков длина приблизительно равна ширине (ярутка полевая, пастушья сумка).

Яблоко — многосеменной невскрывающийся плод, образованный из цветка с нижней завязью. Завязь в цветке образована 3—5 сросшимися плодолистиками (яблоня, рябина, боярышник). Мякоть плода яблока развивается главным образом из цветочной ткани и в меньшей степени — из тканей экзо- и мезокарпа: эндокарп — кожистый, образующий стенки гнезд с семенами (представители подсемейства яблоневые из семейства розовые — яблоня, груша, айва, рябина). Яблоко костянквидное — мякоть плода образуется только из тканей гипантия, экзо- и мезокарп — пленчатые, эндокарп — деревянистый, окружающий каждое семя (боярышник).

Плоды псевдомонокарпии образуются из цветков с псевдомонокарпным гинецеем, в котором закладываются два или более плодолистиков, но развивается только один, а остальные редуцируются (см. рис. 7.17).

Семянка — односеменной плод с кожистым перикарпием, не срастающимся с семенем. Характерен для всех представителей семейства сложноцветных с нижней завязью (подсолнечник, василек, ромашка) и с верхней (коноплевые, крапивные). Семянки многих астровых (одуванчик) снабжены летучками, развившимися из видоизмененной чашечки.

Зерновка — односеменной плод с тонким пленчатым перикарпием, срастающимся с семенем. Характерен для всех злаков (пшеница, рожь, тимофеевка). Зерновка формируется из верхней завязи, состоящей из трех (бамбук), а чаще из двух плодолистиков (пшеница, рожь).

Орех — односеменной, редко двусеменной плод с сильно склерифицированным, почти деревянистым перикарпием, не сросшимся с кожурой семени (лещина, ольха, береза).

Крылатка и крылатый орех — это орехи без плюски, снабженные крылом. У крылатки крыло образуется из сросшихся с околоплодником чешуевидных прицветников и прицветничков (береза, ольха, граб), у крылатого ореха — из прирастающих к околоплоднику сегментов околоцветника (вяз, ревень, щавель).

Желудь — околоплодник менее жесткий, чем у ореха; он тонкокожистый или тонкодеревянистый, не срастающийся с семенем (дуб, бук). У дубового желудя плюска блюдцевидная. Она образована видоизмененными стерильными веточками соцветия.

СЕМЯ

Семя — орган полового размножения и расселения растений, развивающихся в основном из оплодотворенного семязачатка. Развитие зародыша и семян после двойного оплодотворения называется *амфимиксис* (греч. *амфи* — с обеих сторон). Развитие зародыша и семян может происходить и без оплодотворения — *апомиксис*. В результате апомиксиса при мегаспорогенезе мейоз не происходит, поэтому все клетки зародышевого мешка диплоидны. Зародыш может образоваться из яйцеклетки (партеногенез), из любой другой клетки зародышевого мешка (апогамия), из клеток нуцеллуса и т.д. Апомиксис часто встречается у представителей семейств розовых, рутовых, пасленовых, астровых, мятликовых. Семя состоит из зародыша, запасających тканей — эндосперма и перисперма (у некоторых растений), семенной кожуры.

Зародыш — это миниатюрный спорофит, являющийся основной частью семени. В нем различают три зародышевых органа: зародышевый корешок, зародышевой побег с зародышевой почкой и зародышевые листья (семядоли). Зародышевой побег представлен осью (зародышевым стебельком) и семядольными листьями, или семядолями — двумя у двудольных и одной у однодольных растений. У зародыша однодольных намечаются зачатки двух семядолей, но одна семядоля не получает дальнейшего развития. Участок стебелька в зародыше выше семядолей называется *эпикотилем*, ниже семядолей — *гипокотилем*, или *подсемядольным коленом*.

Эндосперм обычно состоит из округлых клеток запасающей ткани. Это могут быть зерна крахмала или капли жирного масла, нередко в сочетании с запасными белками. Вещества эндосперма гидролизуются при набухании семян под действием ферментов и поглощаются зародышем в процессе прорастания; после этого клетки его разрушаются.

Семенная кожура обычно многослойна и присутствует у семени всегда. Ее главная функция — защита зародыша от чрезмерного высыхания; она также предохраняет зародыш от преждевременного прорастания. При прорастании первые порции воды проникают внутрь семени через отверстие в семенной кожуре — *микропиле*.

Виды семян. Различают четыре типа семян: 1) с эндоспермом; 2) с эндоспермом и периспермом; 3) с периспермом; 4) без эндосперма и перисперма.

Семена двудольных без эндосперма. К этой категории относят семена бобовых, тыквенных, сложноцветных, крестоцветных, дуба, березы, клена и др.

Обычный учебный объект — семена бобовых. На рис. 7.18, А изображены детали строения зрелого семени фасоли, где эндо-

сперма нет и запасаживающими органами являются крупные, сильно утолщенные семядолевые листья зародыша. Хорошо развита зародышевая почечка с эпикотилем — первым междоузлем побега. Зародыш фасоли (и других бобовых) вследствие неравномерного разрастания оси сильно согнут. Если мысленно выпрямить его ось и семядоли, то получится схема, ничем не отличающаяся от схемы прямого зародыша тыквы и др. Согнутый или спирально закрученный зародыш иногда с разнообразно сложенными в складки семядолями имеется у многих двудольных, в том числе у крестоцветных (капуста, редис и др.).

На рис. 7.18, Б изображено строение семени и зародыша тыквы (*Cucurbita pepo*). Под плотной кожурой находится плоский зародыш с крупными семядолями, в тканях которых сосредоточены запасы питательных веществ. Эндосперм отсутствует он «съеден» в процессе созревания семени. На семядолях заметно зачаточное жилкование. Ось зародыша небольшая, обращенная корневым полюсом к микропиле; на этом же конце семени находится и рубчик. Зародышевая почечка выражена слабо: на конусе нарастания побега еле заметны листовые бугорки — зачатки следующих за семядолями листьев.

Семена двудольных с эндоспермом. Между семядолями находится конус нарастания побега; почечка еще не сформирована (у семени клевины) (рис. 7.18, В).

Семена двудольных с периспермом и эндоспермом. Иногда помимо эндосперма в семенах развивается запасаживающая ткань иного происхождения — *перисперм*, возникающая из нуцеллуса семязачатка и лежащая под кожурой. Например, в семени перца черного (*Piper nigrum*) маленький двусемядольный зародыш погружен в небольшой эндосперм, а снаружи от него располагается мощный перисперм (рис. 7.19, А). Иногда эндосперм в зрелом семени поглощается полностью, а перисперм остается и разрастается (рис. 7.19, Б), как у гвоздичных и лебедовых (например, у звездчатки, куколя, свеклы).

Функционально эндосперм и перисперм совершенно равноценны, хотя морфологически имеют разное происхождение: они аналоги, но не гомологи.

Семена однодольных с эндоспермом. К этой категории принадлежит подавляющее большинство семян однодольных. Один из самых удобных и наглядных примеров типичного строения семени однодольных — семя ириса, или касатика (любого вида, дикорастущего или культурного). На рис. 7.20, А изображено строение семени желтого водяного ириса (*Iris pseudacorus*). Крупные уплощенные семена созревают в плоде-коробочке и одеты плотной коричневой кожурой. Внутренний слой кожуры обычно отстает от наружного, образуя воздушную камеру. Это способствует увеличению плавучести семян, распространяемых водой. Большую часть

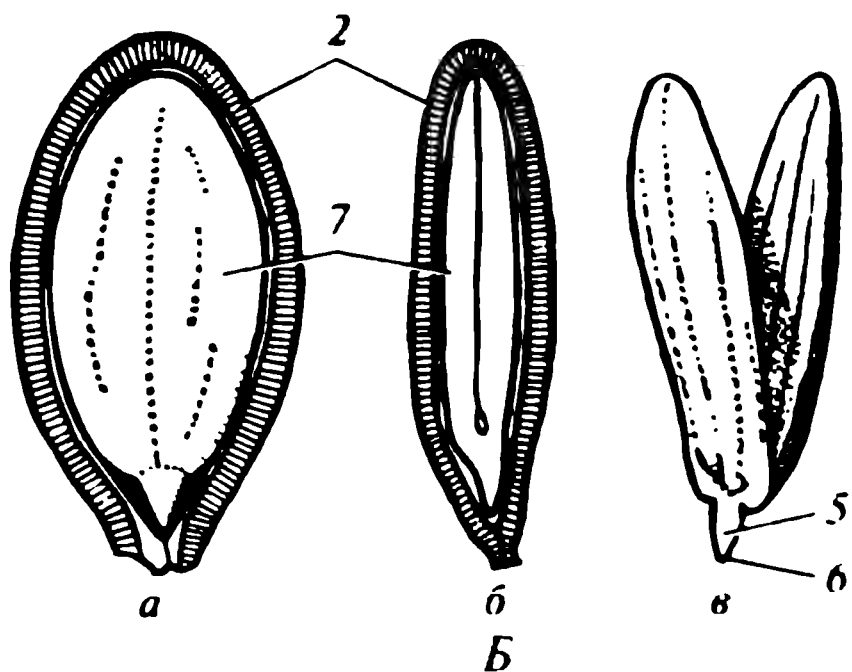
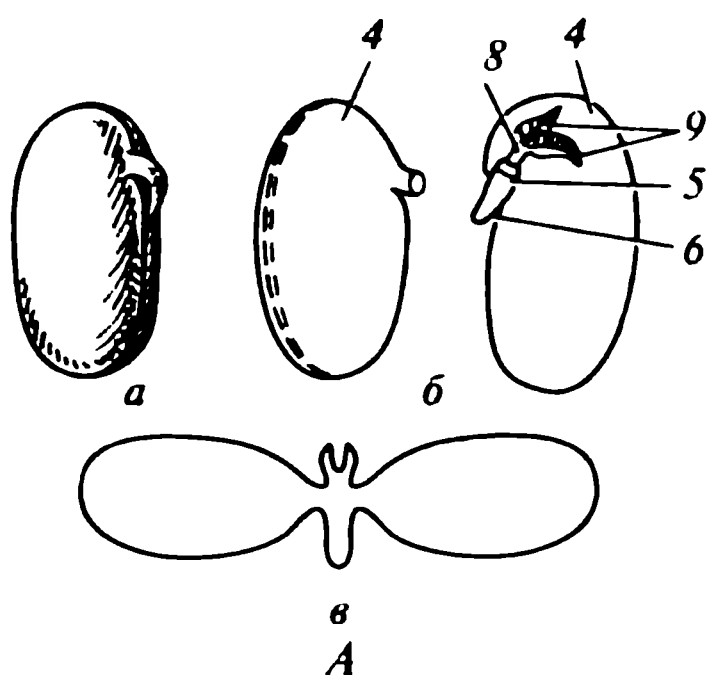
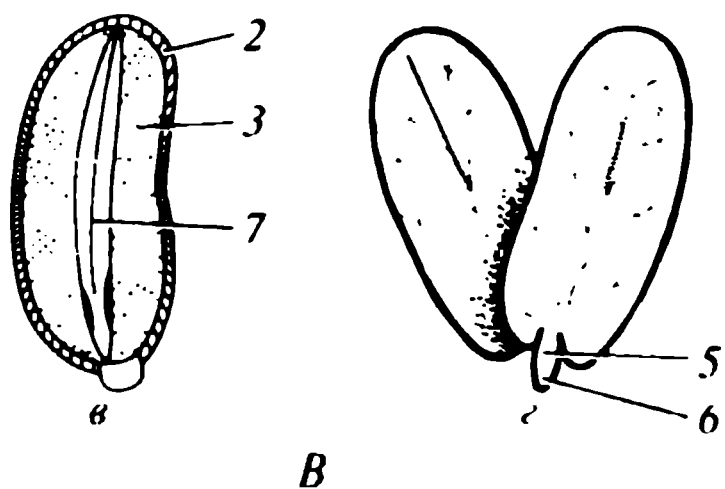
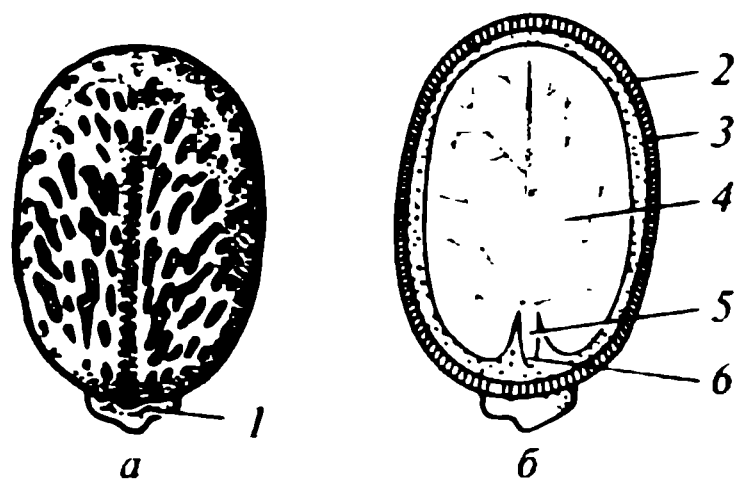


Рис. 7.18. Семена двудольных растений без эндосперма (А — фасоль, Б — тыква) и с эндоспермом (В — клещевина):

А: а — вычлененный зародыш, б — расчлененный зародыш, в — схема зародыша в выпрямленном виде; Б: а, б — продольный разрез семени во взаимно перпендикулярных плоскостях, в — вычлененный зародыш; В: а — внешний вид семени, б — продольный разрез в плоскости семядолей зародыша, в — продольный разрез, перпендикулярный плоскости семядолей, г — изолированный и полуразвернутый зародыш; 1 — присемянник; 2 — семенная кожура; 3 — эндосперм; 4 — семядоли; 5 — гипокотиль; 6 — зародышевый корешок; 7 — зародыш; 8 — эпикотиль; 9 — почечка



объема семени занимает эндосперм, богатый маслами и белками. В него погружен палочковидный прямой зародыш. Зачаток корешка обращен кончиком к микропиле; он переходит в прямой гипокотиль, оканчивающийся меристематическим апексом побега, смещенным вбок. Семядоля цилиндрическая; ее нижняя часть представляет собой влагалище, охватывающее конус нарастания со всех сторон и прикрывающее его. Функция влагалища семядоли —

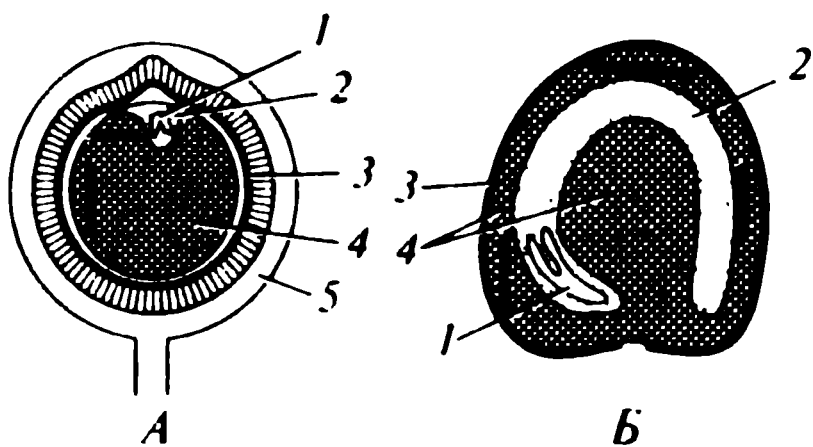


Рис. 7.19. Семена двудольных растений с периспермом:

А — плодик перна черного; Б — незрелое семя свеклы (виден эндосперм, который потом исчезает); 1 — зародыш; 2 — эндосперм; 3 — семенная кожура; 4 — перисперм; 5 — околоплодник

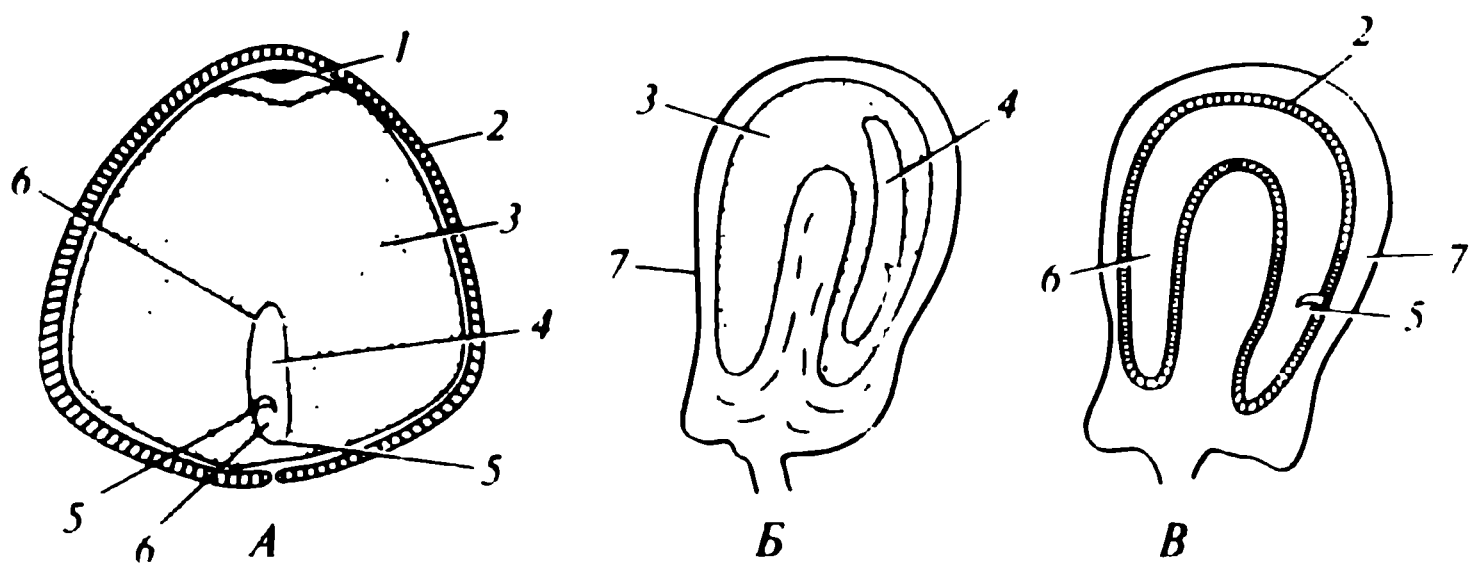


Рис 7.20. Семена однодольных растений с эндоспермом (А — ирис) и без эндосперма (Б, В — частуха подорожниковая).

У незрелого семени частухи (Б) виден остаток эндосперма, у зрелого семени (В) эндосперм исчезает; 1 — воздушная полость; 2 — семенная кожура; 3 — эндосперм, 4 — зародыш; 5 — почечка; 6 — семядоли; 7 — околоплодник

защита точки роста. Очень похожи на зародыш ириса зародыши многих представителей лилейных — центрального семейства однодольных (например, лук репчатый — *Allium cepa*).

Семена однодольных без эндосперма. Семя имеет форму подковы, под тонкой кожурой находится зародыш, сосредоточивший в семядоле все запасы, поглощенные им в ходе созревания семени; эндосперм им уже «съеден». Примером могут служить семена широко распространенных полуводных растений стрелолиста (*Sagittaria*) и частухи (*Alisma plantago-aquatica*) (рис. 7.20, Б, В), а также полностью погруженных в воду видов рода рдест (*Potamogeton*).

Семена злаков. Строение семени злаков (семейство Poaceae) довольно своеобразно. Зародыш у злаков имеет структуру гораздо более сложную и специализированную, чем у большинства других однодольных, и поэтому не может считаться эталоном для всего этого класса. Зародыш в плоде-зерновке (рис. 7.21) соприкасается с эндоспермом одной стороной, а не окружен его тканью, как у большинства других однодольных. Вследствие такого расположения семядоля злаков имеет форму плоского щитка, прижатого к эндосперму. Всасывающая функция щитка обеспечивается сильно специализированными клетками его поверхностного слоя. В отличие от большинства однодольных, почечка зародыша злаков обычно довольно сильно развита, имеет несколько листовых зачатков. Наружный колпачковидный листок почечки называется *колеоптилем*. Гипокотиль у злаков недоразвит; зародышевый корешок окружен специальным многослойным чехлом — *колеоризой*, которая при прорастании набухает и развивает на поверхности всасывающие волоски; корень пробивает ткань колеоризы, чтобы выйти наружу, в почву. Функциональное значение частей зароды-

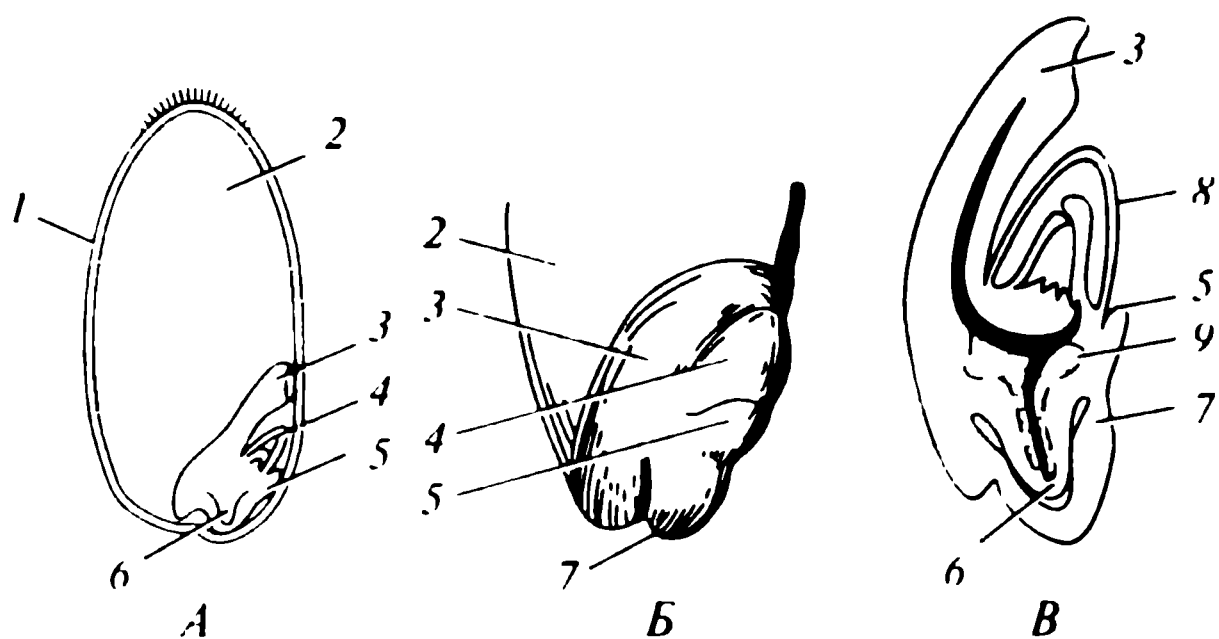


Рис. 7.21. Зерновка пшеницы:

4 — схема продольного разреза зерновки пшеницы; Б — зародыш пшеницы после снятия покровов зерновки (объемно); В — схема продольного разреза зародыша пшеницы; 1 — покровы зерновки; 2 — эндосперм; 3 — щиток; 4 — почечка; 5 — эпикотиль; 6 — главный корень; 7 — колеориза; 8 — колеоптиль; 9 — придаточные корни

ша злаков в общем понятно: защита меристематических конусов нарастания колеоптилем и колеоризой. О происхождении и морфологической природе большинства зародышевых органов злаков существуют многочисленные, весьма противоречивые гипотезы.

Прорастание семян. Цветковые растения размножаются семенами, созревающими внутри плода. Однако во многих случаях (например, если плоды сухие односеменные) семена распространяются, не отделяясь от околоплодника. В таких случаях посевным материалом оказываются не семена, а плоды или их части. Если плоды срастаются между собой, то посевной материал морфологически представляет собой соплодие.

Для прорастания семян (многие плодовые и дикорастущие древесные) обязателен период пониженных температур. Для более быстрого проращивания в условиях культуры семена таких растений подвергают стратификации — длительному выдерживанию при низкой температуре, во влажной среде и в условиях хорошей аэрации. Иногда покровы семени бывают водонепроницаемыми (твердосеменные бобовые, косточковые плодовые). Такие семена подвергают скарификации — искусственному нарушению целостности покровов семени перетиранием, надрезанием, пропусканием через металлические щетки.

Прорастанию семени предшествует его набухание — процесс, связанный с поглощением большого количества воды и обводнением тканей семени. Одновременно с поглощением воды активируются ферменты, которые переводят запасные вещества семени в легкоусвояемую, доступную для зародыша форму.

Для прорастания семян необходимы *вода* (ткани зрелых семян сильно обезвожены), *кислород* для дыхания и определенная *тем-*

пература, а иногда свет. Прорастание семян — это переход их от состояния покоя к росту зародыша и формированию проростка.

На первых этапах развития проросток питается органическими веществами, запасенными в семени, т.е. гетеротрофно. С появлением первого срединного листа проросток превращается в сеянец, который начинает самостоятельно синтезировать органические вещества. Однако некоторое время он еще продолжает пользоваться запасами семени, т.е. питание его на этом этапе смешанное. И только позже сеянец полностью переходит к автотрофному питанию. Прорастание бывает *надземным* и *подземным*.

Надземное прорастание (рис. 7.22, Б, В). Семядоли выносятся на поверхность, зеленеют и становятся первыми ассимилирующими листьями. Вынос семядолей над почвой у двудольных чаще

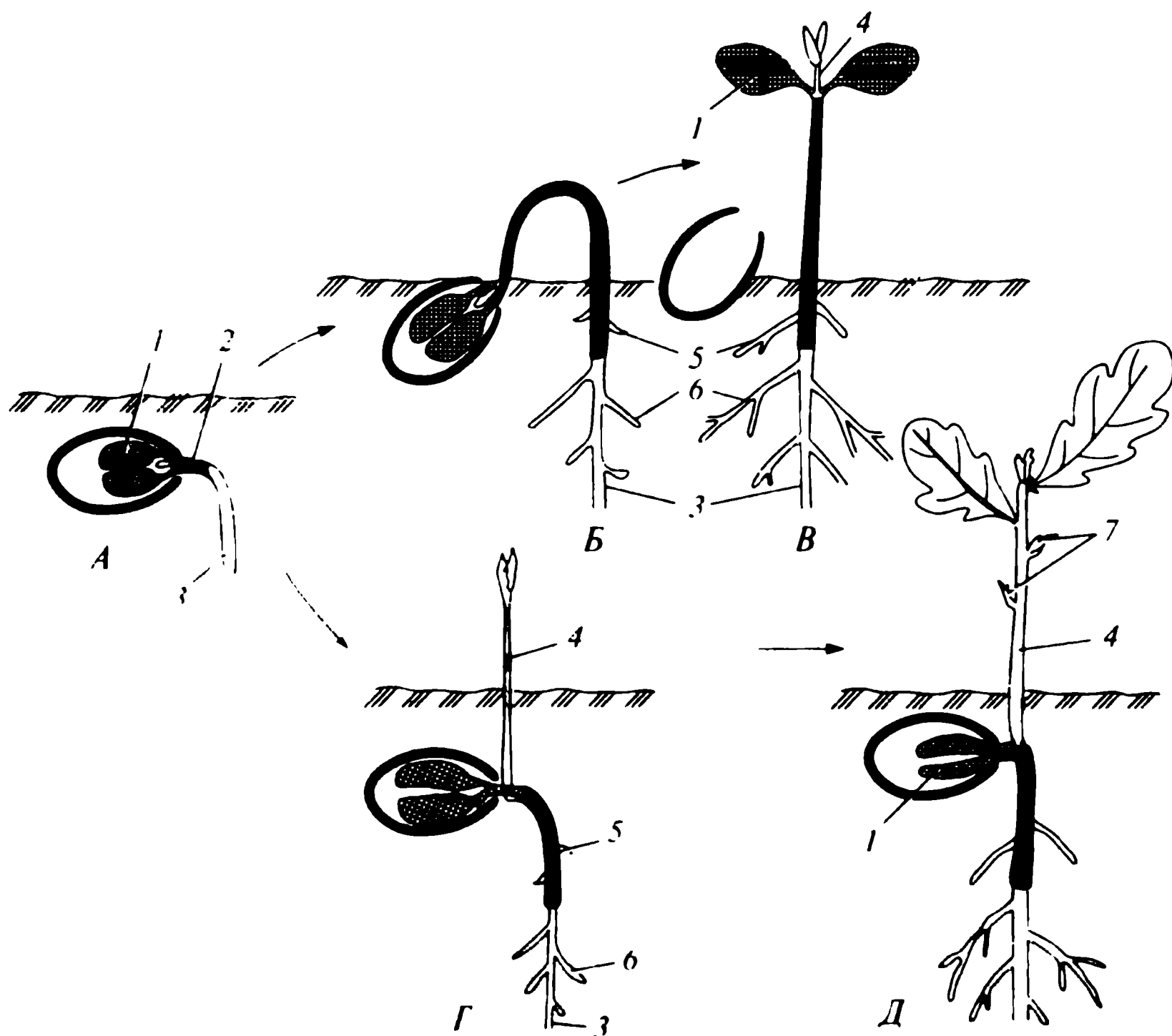


Рис. 7.22. Схема надземного и подземного прорастания двудольных растений:

4 — начало прорастания семени, Б, В — этапы надземного прорастания; Г, Д — этапы подземного прорастания; 1 — семядоли, 2 — гипокотиль (выделен черным цветом), 3 — главный корень; 4 — эпикотиль; 5 — придаточные корни, 6 — боковые корни, 7 — чешуевидные листья

происходит за счет удлинения гипокотилия (фасоль, тыква, клен) либо в результате разрастания черешков семядолей (аконит). Гипокотиль, выйдя на поверхность, выпрямляется и вытаскивает семядоли. При надземном прорастании однодольных (лук, вороний глаз) выход семядоли на поверхность иной: за счет вставочного роста основания самой семядоли, которая петлеобразно изгибается и при отсутствии роста гипокотилия.

Подземное прорастание (рис. 7.22, Г, Д). Семядоли, как правило, сморщиваются и отмирают, не выходя на поверхность, а остаются в почве и служат либоместилищем запасных питательных веществ, либо гаусторием, передающим их из запасающих тканей проростку (горох, дуб, настурция, пшеница, кукуруза), а первыми ассимилирующими листьями становятся следующие за семядолями настоящие листья. При подземном прорастании рост гипокотилия ограничен, и побег сразу начинает расти вверх.

ГЛАВНЕЙШИЕ ТАКСОНОМИЧЕСКИЕ ГРУППЫ ЦВЕТКОВЫХ (MAGNOLIOPHYTA)

Отдел цветковые (или покрытосеменные) включает 2 класса 12 подклассов, 533 семейства, около 13 000 родов и не менее 2 500 000 видов. Филогенетические отношения между главнейшими таксонами покрытосеменных см. на рис. 7.1.

КЛАСС ДВУДОЛЬНЫЕ, ИЛИ МАГНОЛИОПСИДЫ, — DICOTYLEDONES, ИЛИ MAGNOLIOPSIDA

Класс двудольные состоит из 8 подклассов, 429 семейств, около 10 000 родов и не менее 190 000 видов.

ПОДКЛАСС МАГНОЛИИДЫ — MAGNOLIIDAE

Подкласс включает наиболее архаичные порядки покрытосеменных растений. Считается, что вымершие магнолииды дали начало всем прочим ветвям покрытосеменных. Как правило, магнолииды являются древесными растениями; цветки обычно обоепольные, спиральные или гемициклические, с апокарпным гинецеем.

Порядок магнолиецветные — Magnoliales

Порядок включает 3 наиболее архаичных семейства, из которых наибольший интерес представляет семейство *магнолиевые*.

Семейство магнолиевые — Magnoliaceae

Семейство включает около 14 родов и 230 видов, распространено в субтропиках и тропиках, широко представлено в Юго-Восточной Азии.

<i>Паспорт семейства</i>	
Количество родов — 14, видов — 230	
Цветок — *P ₉ A _∞ G _∞ — магнолия Султанжа; *Ca ₃ Co _∞ A _∞ G _∞ — магнолия крупноцветковая	
Распространение — субтропики и тропики; центр разнообразия — Юго-Восточная Азия	
Жизненная форма — деревья и кустарники, вечнозеленые, реже листопадные	
Опыление — перекрестное жуками (кантарофилия) и самоопыление	
Плоды — шишковидные, апокарпные; семена распространяются птицами (орешковидные плодики — ветром)	
Важнейший род — магнолия (<i>Magnolia</i>)	

Жизненная форма — вечнозеленые деревья, реже кустарники. Листорасположение очередное. Листья простые цельные, цельнокрайние, реже лопастные с прилистниками. У многих представителей прилистники срастаются в некоторое подобие капюшона, выполняя важную защитную функцию не только для пазушных, но и для верхушечных почек.



Рис. 8.1. Магнолиевые:

А — магнолия крупноцветковая (*Magnolia grandiflora*): 1 — продольный разрез через цветок (т — тычинки; п — пестики); 2 — плод многолистовка; Б — тюльпанное дерево (*Liriodendron tulipifera*) — цветущая ветвь

Цветки крупные, одиночные, актиноморфные, ациклические или спироциклические, обоеполые, расположены на концах ветвей или в пазухах листьев с прицветниками. Околоцветник простой, обычно венчиковидный, ярко окрашенный, обычно в трехчленных кругах из 6 или большего числа листочков. Ось цветка сильно удлинена. Тычинок много, расположены по спирали, стаминодии отсутствуют. Гинецей, как правило, апокарпный, из многих или нескольких плодолистиков, расположенных по спирали на коническом цветоложе. Плод из нескольких листовок или орешков, часто шишкообразный. Семена с эндоспермом, как правило, на длинных семяножках.

Крупнейший в семействе род *магнолия* (*Magnolia*) распространен по всему ареалу семейства и заходит даже в районы умеренного климата. На южных Курильских островах (Кунашир) встречается как редкость *магнолия обратнаяйцевидная* (*M. obovata*) — единственный дикорастущий вид семейства в России. В Крыму и на Кавказе часто разводят *магнолию крупноцветковую* (*M. grandiflora*) (рис. 8.1), родина которой — юго-восток США. У этой магнолии крупные кожистые вечнозеленые листья и белые душистые, с исключительно сильным ароматом цветы до 20 см в диаметре (рис. 41 цв. вкл.). Листочков околоцветника 6, иногда 9 или 12. После цветения каждый из многочисленных пестиков превращается в листовку, тесно прирастающую брюшным швом к удлиненной оси цветка. Плод — многолистовка. Благодаря этому вскрывание листовок происходит по спинному шву. Семена ягодообразные, ярко-красные, на длинных семяножках.

Многие деревья зацветают перед распусканием листьев и представляют собой голые растения, без листьев, усыпанные крупными белыми, палевыми или ярко-розовыми цветами. Высокие декоративные качества магнолий заняли прочное место в восточно-азиатском искусстве.

Особый интерес представляет *тюльпанное дерево* (*Liriodendron tulipifera*) — мощное дерево высотой до 30 м, как и *M. grandiflora*, родом с юго-востока США. Оно разводится во многих местах Черноморского побережья Кавказа. Его околоцветник, в отличие от других магнолиевых, строго трехчленный, состоит из 3 наружу отогнутых листочков и 6 листочков в 2 круга, направленных вперед и снабженных нектарниками. Все листочки венчиковидные, одинаково окрашенные, а цветки схожи с тюльпанами (отсюда и название). Как и у магнолий, в цветках тюльпанного дерева многочисленные тычинки и пестики сидят на удлиненной оси, однако плоды тюльпанного дерева своеобразны. Вместо листовок образуются орешки, причем верхняя стерильная часть каждого пестика преобразуется в крыло длиной несколько сантиметров. При созревании плода крыло действует как приспособление для полета и распространения семян.

Семейство магнолиевые часто рассматривается как очень примитивное, имеющее филогенетические связи предков магнолиевых с беннеттитами. К примитивным признакам семейства принадлежат слабая дифференциация околоцветника и нестабилизированное число его членов, листовидность и мясистость тычинок и апокарпный гинецей.

Порядок бадьяновые — Illiciaceales

Порядок объединяет только два семейства — *бадьяновые* (*Illiciaceae*) и *лимонниковые* (*Schisandraceae*). Представители этих семейств обитают в Юго-Восточной и Восточной Азии и восточной части Северной Америки.

Семейство лимонниковые — Schisandraceae

Семейство объединяет 2 рода и 45 видов древесных лиан, обитающих в Восточной и Юго-Восточной Азии. Растения бывают как однодомными, так и двудомными. Характерная особенность лимонников — своеобразное удлинение цветоложа. После цветения цветоложе вытягивается и к моменту созревания плода (сочных листовок) приобретает вид гроздевидной кисти, на которой сидят ягодообразные одно- и двусеменные ярко-красные плодики. Формула цветков: $\sigma^* P_{3+3+3} A_{\infty} G_0$; $\varphi^* P_{3+3+3} A_0 G_{\infty}$. Кора имеет лимонный запах, а семена — специфический вкус. Плоды помимо эфирного масла содержат лигнаны, обуславливающие тонизирующее действие. Так, например, препарат из плодов *лимонника китайского* (*Schisandra chinensis*) (рис. 42 цв. вкл.) используется в медицине.

Семейство бадьяновые — Illicialeae

Практическое значение из семейства бадьяновых имеет *бадьян настоящий*, или *звездчатый анис* (*Illicium verum*), — невысокое деревце или кустарник из Южного Китая. Его плоды — многолистки — употребляются в медицине и кулинарии. Плоды содержат ароматичное летучее эфирное масло, по составу аналогичное маслу плодов аниса обыкновенного из семейства зонтичных.

Порядок лавровые — Laurales

К порядку относят 11 семейств, обитающих в тропиках и субтропиках. Наибольшее практическое значение имеет семейство *лавровые*.

Семейство лавровые — Lauraceae

Лавровые — важнейшее тропическое семейство, включает 45 родов и около 2 500 видов, распространено в основном во влажно-тропических и горных субтропических лесах, особенно Центральной и Южной Америки и Юго-Восточной Азии. На Кавказе произрастает только один вид — лавр благородный (*Laurus nobilis*).

<i>Паспорт семейства</i>
Количество родов — 45, видов — 2 500
Цветок — $*P_{2+2}A_{2+2+2+2}G_{(2)}$; $*P_{3+3}A_{3+3+3}G_{(3)}$
Распространение — субтропики и тропики, Кавказ
Жизненная форма — деревья и кустарники, обычно вечнозеленые; есть бесхлорофильные паразитные формы
Листья — простые, очередные или супротивные, без прилистников
Соцветия — цимбидные (метельчатые)
Плоды — ценокарпные или псевдомонокарпные: костянка, ягода (сухая или сочная)
Важнейшие роды — лавр (<i>Laurus</i>), коричник (<i>Cinnamomum</i>), авокадо (<i>Persea</i>)

Жизненная форма — деревья, реже кустарники. Листорасположение очередное. Листья простые цельные, обычно вечнозеленые, без прилистников. Цветки циклические, белые или желтые, обоеполые, иногда раздельнополые, трех-, реже двухчленные. Околоцветник простой венчиковидный, построен обычно по формуле $*P_{2+2}$ или $*P_{3+3+3}$.

Андроцей три- или тетрациклический, причем один или два внутренних круга часто превращены в стаминодии (обычный вариант формулы андроеца A_{3+3+3} Stz.) Тычинки имеют 4—8 пыльников, а при основании нередко с железками. Гинецей сросшийся из 2—3 плодолистиков. Часто выражен гипантий. Завязь верхняя, одногнездная. Столбик один с 1—3 рыльцами. Семязачаток всегда один, висючий. Плод — односеменная ягода или костянка, причем плод может быть и сухим. Очень характерна купула при основании плода. Если плод сухой, то купула вместе с плодом очень напоминает желудь дуба. Семена без эндосперма, с крупным зародышем. Соцветия метельчатые. Характерно содержание слизи, эфирных масел, горьких веществ.

Согласно древнегреческому мифу, лесная нимфа Дафна, не желая стать женой бога поэзии и искусства Аполлона, превратилась в вечнозеленый лавр, в котором продолжало биться ее сердце. В память о

прекрасной нимфе Аполлон сплел венок из лавра и предназначил его людям для наград. В Античной Греции лавровыми венками награждали победителей Олимпийских игр и называли их дафнофорами (греч. дафна — лавр), и только позднее римляне стали называть победителей Лауреатами, т. е. увенчанными лаврами. С лавром связано и известное выражение — «почивать на лаврах».

Слово «бакалавр», которым обозначают первую ступень высшего образования, переводится с латинского как «ягода лавра».

К лавровым относится ряд растений, важных в экономическом отношении. Прежде всего это *лавр благородный* (*Laurus nobilis*) (рис. 8.2) — средиземноморское дерево, широко культивирувавшееся еще с древних времен. Вид разводится на Черноморском побережье Кавказа. Листья собираются в большом количестве под названием «лаврушка» и широко экспортируются как пряность (рис. 43 цв. вкл.). Плоды лавра, в противоположность большинству представителей семейства, — суховатые костянки.

Еще большее значение из лавровых имеет *род коричник* — *Cinnamomum* (275 видов), распространенный в тропической Азии и Австралии. К нему относится вид *C. verum* — кустарник, широко культивируемый в Южной Индии и на Цейлоне. Во всех частях растения содержатся эфирные масла с неповторимым ароматом. На экспорт идет в основном кора. Два-три раза в год срезаются ветви — около 2,5 см толщиной, кора с них слущивается и высушивается для дальнейшего использования. Из листьев получают эфирные масла для парфюмерной промышленности. Если растереть лист почти любого вида этого рода, можно почувствовать сильный запах эфирных масел.

К этому же роду относится *лавр камфорный* (*C. camphora*) — высокое дерево с сильно пахучими листьями, из которых получают ценное камфорное масло (камфору). Родина камфорного лавра — территория от Юго-Восточной Азии до Южной



Рис. 8.2. Лавровые. Лавр благородный (*Laurus nobilis*):

1 — цветущая ветвь; 2 — ветвь с плодами; 3 — пестик в продольном разрезе

Японии на севере; но он хорошо растет и на Черноморском побережье Кавказа.

Совершенно иное значение имеет *авокадо* (*Persea americana*) — дерево родом из Центральной Америки, широко культивируемое в тропиках и отчасти в субтропиках. Имеет грушевидные темно-зеленые плоды длиной до 20 см и массой до 600 г, совсем не сладкие, но исключительно богатые растительными маслами (до 30 %).

Резко отличается от всех лавровых *касита нитевидная* (*Cassytha filiformis*). Это паразитическое совершенно бесхлорофилльное растение, очень похожее на наши повилики. Ее цветки и односеменные плоды вполне соответствуют признакам семейства.

Порядок перцевые — Piperales

Порядок включает два семейства, из которых важнейшее — *перцевые*.

Семейство перцевые — Piperaceae

Перечные — одно из типичных для влажных тропиков семейств, причем многие представители его — лианы и эпифиты. Семейство включает 9 родов и 3100 видов, распространенных во влажных тропических лесах всего мира, особенно Америки и Меланезии.

<i>Паспорт семейства</i>
Количество родов — 9, видов — 3 100
Цветок — P_0A_1 10 часто 2–3 $G_{(2-5)}$, часто (3)
Распространение — <i>влажные тропические леса всего мира, а также сухие местообитания (эпифиты)</i>
Жизненная форма — <i>многолетние травы, кустарники, одревесневающие лианы, реже деревья</i>
Листья — <i>простые цельнокрайние, обычно без прилистников, часто с дуговым жилкованием, очередные</i>
Соцветия — <i>колосовидные</i>
Плоды — <i>костянка сухая или сочная</i>
Важнейшие роды — <i>перец (Piper) и пеперомия (Peperomia)</i>

Жизненная форма — травы, кустарники, часто вьющиеся или (реже) небольшие деревья. Листорасположение очередное, с цельнокрайними листьями обычно без прилистников, с дуговым жил-

кованием. Некоторые встречаются в трещинах скал, в сравнительно сухих местообитаниях, обладают мясистыми листьями с хорошо развитой водозапасающей гиподермой, т.е. имеют суккулентную структуру.

Цветки очень мелкие, невзрачные, собраны в густые колосья на концах побегов, в пазухах кроющих листьев, чаще обоеполые, реже раздельнополые. Околоцветника нет, тычинок 1—10 (чаще всего 2—3). Гинецей из 2—5 сросшихся плодолистиков (часто из 3); пестик с 2—5 рыльцами и одногнездной завязью, с единственным семязачатком. Плод — мелкая костянка, сочная или сухая. Семена без эндосперма, с обильным периспермом и мелким зародышем.

Анатомическое строение стеблей совершенно нетипично для двудольных растений. У видов рода *Peperomia* сосудистые пучки рассеяны беспорядочно; у видов рода *Piper* они располагаются в 2 (или более) круга. Однако в отличие от однодольных растений камбий функционирует нормально. Характерны клетки, содержащие пиперин и камфору.

Основные роды семейства — *перец* (*Piper*) и *пеперомия* (*Peperomia*), насчитывающие по 600—700 видов. Виды *Peperomia* — травянистые растения, тогда как в роде *Piper* преобладают кустарники.

Перечные — одно из важнейших семейств, дающих пряности. Так, виды рода *Piper* богаты алкалоидом пиперином. Наиболее известный из них *перец черный* (*P. nigrum*) (рис. 8.3) — вьющийся кустарник с дугонервными яйцевидно-ланцетными листьями, родом с Малабарского побережья Индии. Культивируется во многих тропических странах; под названием «черный перец» в тор-

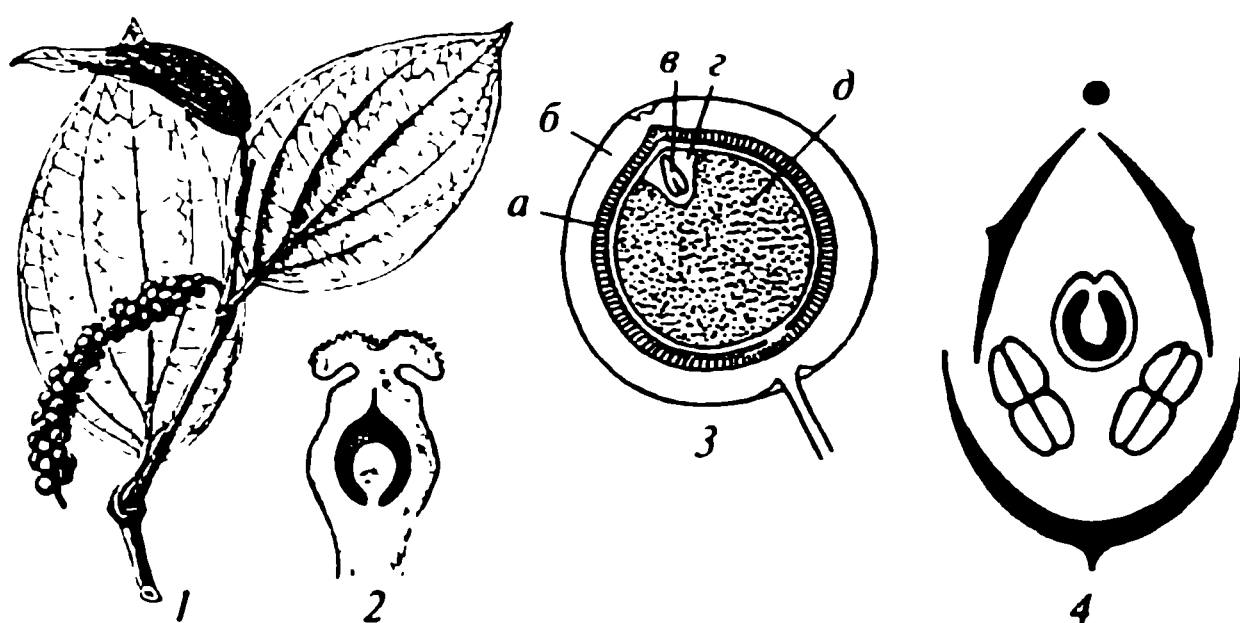


Рис. 8.3. Перцевые. Черный перец (*Piper nigrum*):

1 — плодоносящая ветвь; 2 — пестик в продольном разрезе; 3 — плод в продольном разрезе (а — эндокарпий, б — мезокарпий, в — зародыш, г — эндосперм, д — перисперм); 4 — диаграмма цветка

говлю поступают незрелые плоды со сморщивающимися при высушении наружными слоями перикарпия.

В книгах об островах Тихого океана часто упоминается одурманивающий напиток «кава», который готовят из пережеванных корней перца (*P. methysticum*). Считается, что слюна вызывает расщепление каких-то смол

В Юго-Восточной Азии и Меланезии большой популярностью пользовалась, а местами пользуется и поныне наркотическая жвачка — бетель, приготовленная из листьев перца бетель (*P. betle*), извести и орехов пальмы ареки.

**Порядок кувшинкоцветные, или нимфейные —
Nymphaeales**

Порядок объединяет три семейства, из которых наиболее крупное и известное — кувшинковое.

Семейство кувшинковые — Nymphaeaceae

Кувшинковые — очень характерное и широко распространенное семейство, хорошо приспособленное к водным местообитаниям. Семейство включает 5 родов и около 70 видов. Представители семейства распространены повсеместно.

Паспорт семейства
Родов — 5, видов — 70
Цветок — *Са ₃ Со А _∞ G _(∞) — кувшинка чисто-белая (<i>Nymphaea candida</i>)
Распространение — пресноводные местообитания всех материков до зоны тундр
Жизненная форма — гидрофиты с плавающими на поверхности воды листьями и мощными корневищами
Листья — простые цельные, плавающие, округлые, кожистые
Плоды — ценокарпии (невскрывающаяся коробочка, сухая ягода)
Важнейшие роды — кубышка (<i>Nuphar</i>), виктория (<i>Victoria</i>), кувшинка (<i>Nymphaea</i>)

Жизненная форма — водные одно-, чаще многолетние укореняющиеся растения (на глубине до 4 м) с плавающими (округлыми черешковыми) или погруженными (обычно удлиненными) листьями. Цветки правильные, обоеполые, с простым или чаще с двойным околоцветником. Чашелистиков 3—4, свободных или при

основании несколько сросшихся. Лепестки свободные, многочислен-
 ленные. Встречаются переходные формы между лепестками и ты-
 чинками. Ось цветка удлиненная, плоская или в виде гипантия.
 Тычинок много (до 700), располагаются они по спирали, часто —
 листовидные. Гинецей ценокарпный, состоит из множества срос-
 сшихся плодолистиков. Завязь с сидячим шиловидным рыльцем:
 верхняя (род *кубышка*), полунижняя (*кувшинка*) или нижняя; се-
 мязачатков много. Плоды — ценокарпии, иногда ослизняющиеся
 или ягодообразные, без правильных способов вскрывания. Семе-
 на с эндоспермом и периспермом. Характерны воздушные кана-
 лы, идиобласты, членистые млечники. Наиболее обычны у нас
кубышка желтая (*Nuphar luteum*) с желтыми цветками и *кувшин-
 ка*, или *водяная лилия* (*Nymphaea alba*) (рис. 29 цв. вкл.), с белыми
 необыкновенно красивыми цветками, для которых характерен по-
 степенный переход от тычинок к лепесткам (рис. 8.4). У кубышки
 околоцветник простой, венчиковидный, а у кувшинки хорошо
 различимы чашечка и многолепестный венчик.

Помимо *N. alba* к роду *Nymphaea* относится около 40 видов с
 белыми, розовыми и голубыми цветками. Листья рода *виктория*
 (*Viktoria*) из Южной Америки совершенно округлые, с загнуты-
 ми вверх краями, достигают в диаметре 4 м и выдерживают
 нагрузку до 75 кг, что обеспечивается сетью мощных жилок
 (до 5 см шириной) и высотой листа. Имеют крупные цветы не
 менее 20 см в диаметре, цветут 3 суток, открываясь каждый раз
 в предвечерние часы и закрываясь по утрам, причем их окраска
 изменяется за время цветения от почти белой до темно-карми-
 ново-красной.

Многие крупноцветковые
 виды являются украшениями
 оранжерей ботанических садов.
 Из корневища кубышки желтой
 получают медицинский препа-
 рат, обладающий бактерицид-
 ным и противозачаточным дей-
 ствием.

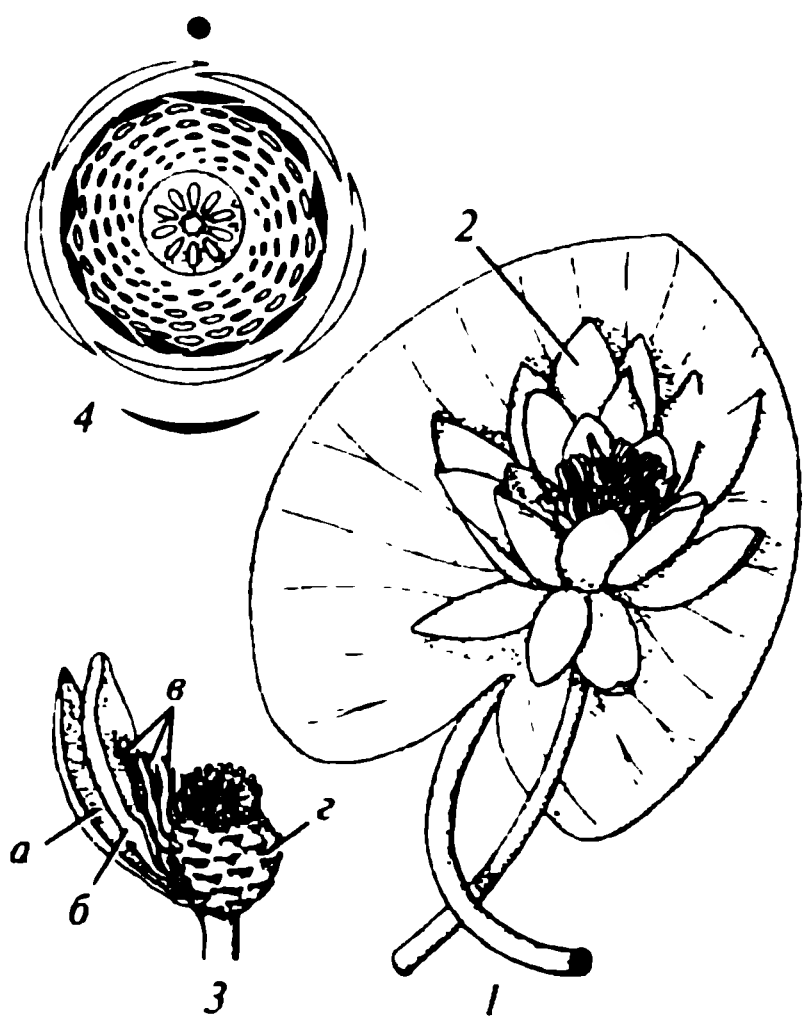


Рис. 8.4. Кувшинковые. Кувшинка
 (*Nymphaea alba*):

1 — лист; 2 — цветок; 3 — цветок в
 разрезе (а — чашелистик, б — лепес-
 ток, в — тычинки, г — пестик); 4 —
 диаграмма цветка

Порядок лотосовые — Nelumbonales

Порядок имеет единственное семейство — лотосовые.

Семейство лотосовые — Nelumbonaceae

Лотос орехоносный (*Nelumbo nucifera*) (рис. 8.5) распространен в Австралии, Юго-Восточной Азии; в России на территории Астраханского заповедника и на двух небольших территориях Дальнего Востока находится под охраной государства. В Северном Прикаспии встречается лотос каспийский (*N. caspika*), а на Дальнем Востоке — лотос Комарова (*N. comarovi*). Лотос желтый (*N. lutea*) распространен в теплых областях Америки. Сюда же принадлежит и лотос египетский (*N. lotus*), цветки которого распускаются всегда вечером и закрываются на следующий день около 11 ч утра. Многие другие виды семейства лотосовых цветут по ночам, но в разное время.

Все виды лотосовых являются земноводными корневищными растениями с характерными округлыми пельтатными (щитовидными) листьями, возвышающимися на длинных черешках. Имеются у лотоса и подводные вытянутые листья. Розовые (*N. nucifera* и др.) или желтые (*N. lutea*) цветки лотосов достигают 30 см в диаметре. Это — одиночные цветки, располагающиеся на длинных цветоножках. Цветки обоеполые, с 2 чашелистиками и многочисленными лепестками и тычинками. Многочисленные свободные плодолистики погружены в расширенное цветоложе. Плод — погруженный многоорешек.

Лотосы как декоративные и культовые растения сопутствуют древнейшим культурам человечества. В районах массового произрастания лотос — это пищевое растение: его съедобные клубни богаты крахмалом, сахарами и жиром. Например, в Китае, Японии, Индии семена и кор-

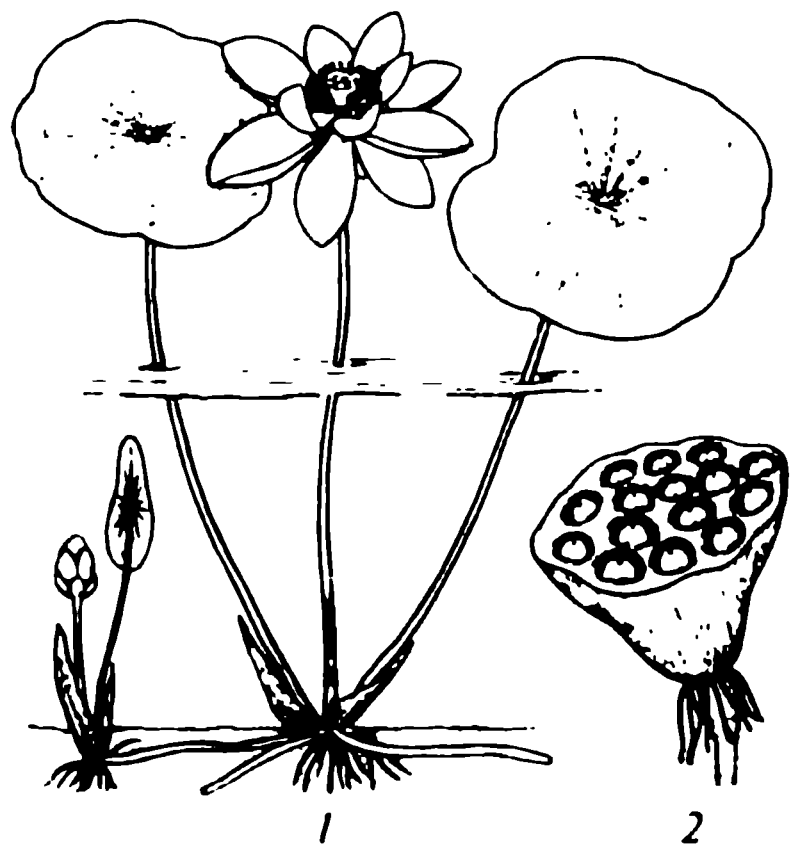


Рис. 8.5. Лотосовые. Лотос орехоносный (*Nelumbo nucifera*):

1 — цветущее растение; 2 — плод

невища лотоса используют для изготовления муки, крахмала, сахара и масла. Из корневищ лотоса варят суп, а также используют их как гарнир. Зерна едят засахаренными в виде лакомства; в Восточной Азии они идут для приготовления пирожных. Китайцы употребляют в пищу тычинки лотоса, его стебель, корневища, считая, что они возвращают старикам молодость.

ПОДКЛАСС РАУНКУЛИДЫ — RANUNCULIDAE

Подкласс объединяет 4 порядка и 13 семейств. Здесь рассматриваются представители трех порядков: лютиковые, маковые, пионовые.

Порядок лютикоцветные — Ranunculales

К порядку лютиковые относятся 8 из 13 семейств подкласса. Наибольшее хозяйственное значение имеют семейства *барбарисовые* и *лютиковые*.

Семейство барбарисовые — Verberidaceae

В семейство входит 14 родов и около 650 видов, распространенных в областях умеренного и субтропического климата Северного полушария. Например, *барбарис обыкновенный* (*Berberis vulgaris*) растет в светлых лесах юга России, а также культивируется в качестве декоративного кустарника. Среди барбарисовых немало и многолетних трав. Листья у барбарисовых простые или сложные, часть их видоизменена в острые колючки. Цветки мел-

кие, актиноморфные, с двойным циклическим околоцветником, собраны большей частью в кисти. Чашечка и венчик трех-, реже двухчленные. Лепестки при основании часто имеют нектарники. Тычинки расположены в 2 круга, а гинецей мо-

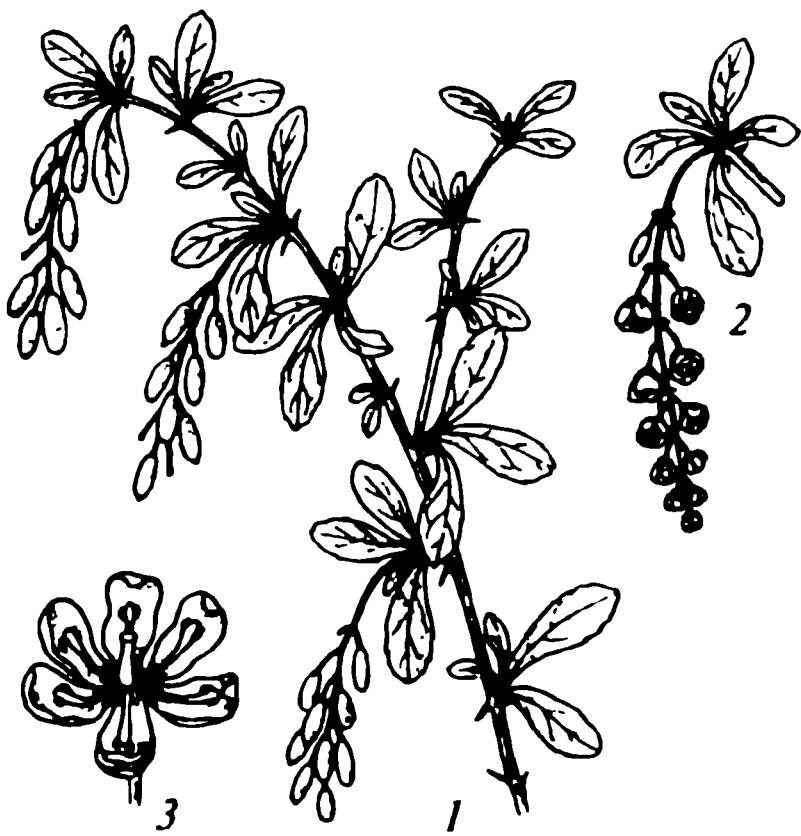


Рис. 8.6. Барбарисовые. Барбарис обыкновенный (*Berberis vulgaris*):
1 — побег с плодами; 2 — побег с цветками; 3 — цветок

нокарпный, с двумя или многими семязачатками. Завязь верхняя, рыльце расширенное, почти сидячее.

Формула цветка на примере барбариса обыкновенного (рис. 8.6):
 $*Ca_{3,3}Co_{3+3}A_{3+3}C_1$.

Плод — монокарпий в виде красной продолговатой съедобной специализированной ягоды.

Некоторые виды специально культивируют для получения плодов, широко используемых в пищевой промышленности. У представителей семейства найдены алкалоиды — желтый берберин, используемый в медицинской практике. Препараты из корней и корневищ *подофилла щитовидного* (*Podophyllum peltatum*) обладают противоопухолевой активностью.

Семейство лютиковые — Ranunculaceae

Семейство включает около 66 родов и около 2 000 видов, в основном произрастающих в холодных, умеренных и субтропических районах Северного полушария, часто в горах; очень немногие виды, главным образом из рода *ломонос* (*Clematis*), растут в тропиках.

Паспорт семейства
Количество родов — 66, видов — 2 000
Цветок — $*Ca_5Co_5A_\infty G_\infty$ — лютик ползучий; $*Ca_3Co_{8-12}A_\infty G_\infty$ — чистяк весенний; $\uparrow Ca_5Co_1A_\infty G_1$ — живокость полевая; $*P_5A_\infty G_\infty$ — калужница болотная, $\uparrow Ca_5Co_2A_\infty G_3$ — борец высокий (аконит)
Распространение — луговые и лесные растения умеренных и холодных зон в основном Северного полушария
Жизненная форма — многолетние травы, реже кустарники, полукустарники, лианы, одно-, двулетние травы
Листья — простые, различной степени расчлененности, без прилистников
Соцветия — цимбидные (извилины), ботриидные (кисть), одиночные
Опыление — перекрестное насекомыми, ветроопыление (у василистника)
Плоды — монокарпии (однолистовка), апокарпии (многоорешек, многолистовка)
Важнейшие роды — горицвет (<i>Adonis</i>), аконит (<i>Aconitum</i>), ветреница (<i>Anemone</i>)

Жизненная форма — многолетние травы (есть среди них розеточные формы), редко полукустарники, невысокие кустарники

или лианы. Листорасположение очередное. Листья простые цельные или рассеченные, без прилистников, однако нередко встречаются и цельные листья, например у чистяка (*Ranunculus ficaria*). Цветки обоеполые, ациклические или циклические, актиноморфные, реже зигоморфные. Околоцветник разнообразный, простой или двойной, характерны стаминодии — нектарники и органы, промежуточные между стаминодиями и лепестками. Тычинок много или несколько. Для лютиковых очень характерны нектарники, в своем происхождении связанные с тычинками. Гинецей апокарпный (число плодолистиков от 3 до ∞) или, реже, монокарпный. Завязь одногнездная, верхняя. Семязачатки в различном числе (вплоть до 1), вдоль брюшного шва. Плоды — монокарпии и апокарпии из листовок или орешков. Семена с эндоспермом и мелким зародышем. Соцветия разнообразные — цимозные, ботрические, реже одиночные. Лютиковые — энтомофильные растения.

У лютиковых наблюдается обширное разнообразие в строении цветков. Наиболее примитивными считаются актиноморфные цветки с простым околоцветником из неопределенного числа членов, большим числом тычинок и пестиков на сильно выпуклой оси. Примером может служить *купальница европейская* (*Trollius europaeus*) с пальчато-раздельными листьями и крупными ярко-желтыми цветами. Все части цветка купальницы расположены по спирали. Между листочками околоцветника и андроцеом располагаются несколько похожие на тычинки стаминодии. Лепестки некоторых лютиковых могли возникнуть в процессе эволюции из таких стаминодиев. У *T. europaeus* стаминодии в то же время и нектарники. В настоящее время купальница европейская встречается все реже и реже в средней полосе из-за истребления ее на букеты.

Один из самых крупных и широко известных — род *лютик* (*Ranunculus*) (рис. 8.7), 400 видов которого распространены от арктических тундр до субтропиков. Лепестки имеют нектарные ямки, прикрытые специальной чешуйкой и расположенные по кругу, остальные части цветка — по спирали. Лютики опыляются насекомыми из отрядов двукрылых и жуков, однако некоторые группы лютиков перешли к апомиксису. Род *аконит*, или *борец* (*Aconitum*), и *живокость* (*Delphinium*) опыляются исключительно перепончатокрылыми и имеют весьма специализированные цветки. У однолетних живокостей — зигоморфные цветки со шпорцами, единственный пестик сочетается со спиральным расположением околоцветника и андроцея.

К ветроопылению перешел род *василистник* (*Thalictrum*), большинство видов которого — высокие травы с дважды- и трижды-перисторассеченными листьями и метельчатыми соцветиями из очень большого числа цветков. Околоцветник у василистников



Рис. 8.7. Лютиковые:

А — лютик ползучий (*Ranunculus repens*): 1 — цветущее растение, 2 — цветок в продольном разрезе, 3 — лепесток с нектарником, 4 — диаграмма цветка;
 Б — живокость полевая (*Delphinium consolida*): 1 — общий вид; 2 — цветок в разрезе; 3 — плод-листочка; 4 — диаграмма цветка

простой, мелкий и невзрачный. Тычинки, напротив, на длинных нитях, с ярко-желтыми или фиолетовыми пыльниками. Нектарники у многих представителей отсутствуют. Пестики, как и тычинки, присутствуют в неопределенном числе, но их, как правило, меньше (* $P_4A_{\infty}G_{5-8}$).

Лютиковые делят обычно на два подсемейства.

1. Подсемейство *зимовниковые* (*Helleboroideae*). Плоды из листочков, в цветках есть нектарники. К ним относятся *купальница* (*Trollius*), *аконит* (*Aconitum*), *живокость* (*Delphinium*) и др. Формирование двойного околоцветника происходило, по-видимому, за счет образования лепестков из стаминодиев, т.е. лепестки тычиночного происхождения.

2. Подсемейство *собственно лютиковые* (*Ranunculoideae*). Плоды многоорешковые. К ним относятся *лютик* (*Ranunculus*), *вазиллистник* (*Thalictrum*), *ветреница* (*Anemone*) (рис. 30 цв. вкл.)

и др. Формирование двойного околоцветника происходило, по-видимому, за счет образования чашелистиков из верхних вегетативных листьев. Таким образом, и лепестки, и чашелистики имеют листовую природу.

Среди лютиковых имеется ряд важнейших лекарственных растений. Здесь на первом месте стоит *адонис весенний* (*Adonis vernalis*) — важнейшее средство при сердечно-сосудистой недостаточности. Лютиковые богаты веществами вторичного метаболизма: алкалоиды, сердечные гликозиды, цианогликозиды, флавоноиды и т.д. Подавляющее большинство лютиковых — ядовитые растения, особенно ядовиты некоторые среднеазиатские виды борцов (аконитов). Из них получали, например, яд для стрел. Классическое гомеопатическое средство аконит основано на алкалоидах видов *Aconitum*. Ценным лекарственным растением является *горицвет весенний* (*Adonis vernalis*). В медицине до самого последнего времени использовались также *клопогон даурский* (*Cimicifuga dahurica*) и *василистник вонючий* (*Thalictrum foetidum*). Многие виды семейства декоративны (акониты, живокости, чернушка). В садах часто можно встретить акониты, живокости, водосборы (аквилегии), ветреницы. Особенно эффектны крупноцветные виды рода *ломонос* (*Clematis*), в том числе вьющиеся.

Порядок макоцветные — Papaverales

В порядок входят три близких семейства — *маковые* (*Papaveraceae*), *дымянковые* (*Fumariaceae*) и *гипекойные* (*Hypnaceae*), нередко объединяемые в одно семейство (маковые). У дымянковых и гипекойных число тычинок равно 4 или 6, в отличие от маковых, у которых их множество.

Гипекойные и прежде всего род *гипекоум* (*Hypocistis*) богаты алкалоидами, что делает их перспективными в отношении медицинского применения. Роды дымянковых — *хохламка* (*Corydalis*) и *дицентра* (*Dicentra*), например «разбитое сердце» (*D. spectabilis*), весьма декоративны.

Семейство маковые — Papaveraceae

Семейство объединяет 26 родов и около 250 видов, распространенных главным образом в умеренных и субтропических районах Северного полушария.

Жизненная форма — травы, реже полукустарники или кустарники, очень редко — небольшие деревья. Листорасположение очередное. Листья простые, сильно рассеченные, реже цельные, без прилистников.

Паспорт семейства	
Количество родов — 26, видов — 250	
Цветок $*C_2, C_{2+2}, A, G_{(1-5)}$ — мак самосейка; $*C_2, C_{2+2}, A, G_{(2)}$ — чистотел весенний	
Распространение — Евразия и Северная Америка, редко Африка, Австралия и Южная Америка	
Жизненная форма — многолетние травы, реже кустарники, полукустарники, лианы, редко одно-, двулетние травы	
Листья — простые очередные, без прилистников, часто более или менее рассеченные	
Соцветия — цимозидные (извилины), ботриодные (кисть), часто цветки одиночные	
Опыление — насекомыми, редко ветром	
Плод — ценокарпий (коробочка различной формы, вскрывающаяся порами в верхней ее части, либо стручковидная коробочка, вскрывающаяся створками)	
Важнейшие роды — чистотел (<i>Chelidonium</i>), мак (<i>Papaver</i>)	

Цветки актиноморфные, обоеполые, часто крупные, одиночные на верхушках побегов или собраны в соцветиях разного типа. Цветки более или менее циклические, 2—3-членные, соответствуют формуле C_2, C_{2+2} . Околоцветник двойной. Чашечка из 2 чашелистиков, опадающих при раскрытии цветка. Лепестков 4 или 5, располагающихся в 2 кругах. Тычинки свободные, многочисленные, в нескольких кругах. Гинецей ценокарпный, образованный 2 либо многими срастающимися плодолистиками; завязь верхняя, семязачатки многочисленные. Рыльца сидячие, крупные, лопастные; число лопастей соответствует числу плодолистиков.

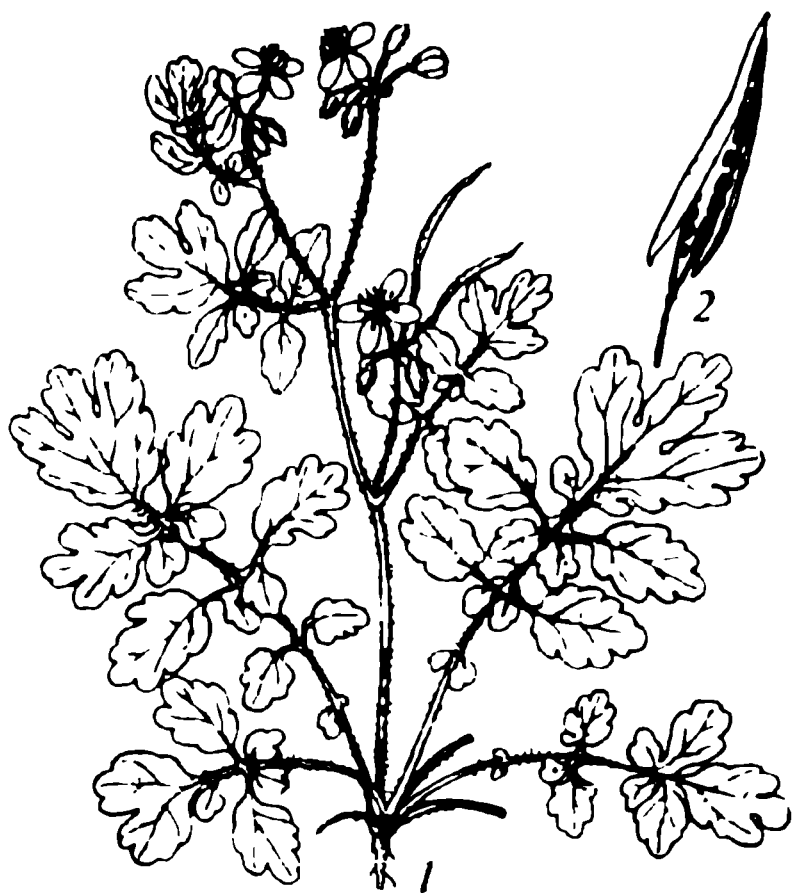
Плод — ценокарпий: коробочка различной формы, вскрывающаяся створками или порами в верхней части, либо стручковидная коробочка, как у чистотела весеннего (*Chelidonium majus*) (рис. 8.8) — распространенного растения с желтыми цветками и оранжевым млечным соком. Семена с эндоспермом и мелким зародышем.

Подавляющее большинство маковых — насекомоопыляемые растения. Анемофильны виды родов боккония (*Bosconia*) и маклея (*Macleaya*).

Мак, чистотел и другие роды с правильными цветками относятся к подсемейству собственно маковые (*Paraveroideae*). К маковым относится одно из известнейших растений — мак опийный (*Papaver somniferum*), в настоящее время распространенный толь-

Рис. 8.8. Маковые. Чистотел
большой (*Chelidonium majus*):

1 — цветущее растение; 2 — плод



ко в культуре. Представители семейства содержат млечный сок (латекс) — желтый, белый или цветной. Латекс содержится в хорошо развитой системе секреторных канальцев или млечников. Млечный сок, добываемый в основном из незрелых коробочек мака, содержит ряд алкалоидов, очень ценимых в медицине: морфин, наркотин, кодеин и др.

В малых количествах опиум (в основном его составная часть — морфин) вызывает приятное возбуждение, в больших — галлюцинации, нередко кончающиеся параличом нервной системы. Зрелые семена мака, употребляемые в кондитерской промышленности, совершенно не содержат морфина.

Порядок пионовые — *Paeoniales*

Порядок включает единственное семейство — *пионовые*, представленные единственным *родом пион* (*Paeonia*).

Семейство пионовые — *Paeoniaceae*

Род пион насчитывает более 40 видов, встречающихся в субтропической и умеренной зоне Евразии и Северной Америки. Такие виды, как, например, *марьин корень* (*P. anotala*), *пион тонколистный* (*P. tenuifolia*) (рис. 8.9) и *пион белоцветковый* (*P. lactiflora*), произрастают и в России. Среди хорошо известных травянистых форм встречаются и кустарниковые, так называемые «древовидные» пионы — декоративные растения садов и парков.

Цветки у пионов очень крупные, чаще одиночные, верхушечные, обоеполые и актиноморфные. Околоцветник состоит из 5 зеленых жестких чашелистиков и 5 (10—12) крупных, ярко окрашенных лепестков венчика. Тычинок много, гинецей апокарпный, из 2—5 плодолистиков. Плод — многолистовка.

Многие пионы — ценные лекарственные растения. Так, в качестве успокаивающего средства используют настойку корней

Рис 8.9. Пионовые. Пион тонколистный (*Paeonia tenuifolia*):

1 — цветущее растение; 2 — плод;
3 — цветок



марьяна корня. Корни некоторых видов пиона раньше употребляли в качестве приправы к мясным блюдам, а плоды — как заменитель чая.

Семенное и вегетативное возобновление пионов протекает очень медленно, и поэтому в настоящее время на основе дикорастущих видов создано большое число разнообразнейших сортов. В культуре такие растения могут жить без пересадки и обильно ежегодно цвести более 100 лет.

ПОДКЛАСС КАРИОФИЛЛИДЫ — CARYOPHYLLIDAE

В подкласс входят 3 порядка. Ниже рассмотрим порядки *гвоздичные* и *гречишноцветные*. Среди них преобладают травы и полукустарники. Гинецей, как правило, ценокарпный. У более примитивных форм плодолистики еще остаются свободными, что сближает их с представителями подкласса ранункулид и даже магнолиид.

Порядок гвоздичные — Caryophyllales

В порядок входят весьма разнообразные семейства — *кактусовые*, *маревые*, *амарантовые*, *гвоздичные* и др., распространенные в умеренных и тропических зонах, в условиях высокогорья и даже пустынь и полупустынь. Жизненная форма — главным образом травянистые растения, реже кустарники или некрупные деревья с цельными листьями, как правило, без прилистников. Цветки актиноморфные, обоеполые (редко раздельнополые), пятичленные, с двойным околоцветником. Андроцей в 2 круга, с многочисленными тычинками или с определенным их количеством. Гинецей ценокарпный, реже апокарпный. Для большинства представителей характерно наличие красно- или желтоокрашенных пигментов, называемых беталаинами.

Семейство кактусовые — Cactaceae

К семейству относится около 105 родов и 2 200 видов. Представители этого семейства встречаются в основном в засушливых областях тропической Америки. Большинство видов рода опунция (*Opuntia*) характеризуется рано опадающими листьями. Зеленый мясистый стебель своеобразной формы несет пучки колючек (видоизменения почечных чешуй). Таким образом, при отсутствии листьев роль водозапасающего и фотосинтезирующего органа принимает на себя стебель. Колючки сосредоточены в так называемых *ареолах* — пазушных почках, защищенных пухом или волосками. В ареолах располагаются также пучки острых зазубренных, очень мелких щетинок — *глохидий*, от которых гибнут, проглотив их, травоядные животные.

Форма и размеры кактусов очень разнообразны. Среди них есть толстые слабоветвящиеся деревья высотой до 12 м (*Carnegiea*), колонновидные (*Cereus*), бочонковидные и сферические формы в диаметре от 1 см (*Frailea*) до 1,5 м (*Echinocactus*). К семейству кактусовые относится род *опунция* (*Opuntia*), представители которого являются злостными сорняками сухих территорий в тропиках и субтропиках, как, например в Северной Африке и у нас в районе Астрахани. Стебель у многих пустынных форм имеет конусообразные выросты, несущие на своей верхушке сформированные колючки и защитные волоски. У таких форм завязь не имеет цветоножки и погружена в сочные ткани стебля, что обеспечивает дополнительную защиту развивающемуся плоду.

У представителей рода *Melocactus* стебель расчленен на зеленую вегетативную часть и верхушечный генеративный побег, покрытый полностью пухом и колючками. На нем ежегодно образуются цветки. Цветки кактусовых актиноморфные, реже зигоморфные, они крупные и ярко окрашенные, с большим числом лепесточков околоцветника, не дифференцированных на чашечку и венчик. Завязь чаще нижняя, из многих сросшихся плодолистиков. Очень красивые цветки некоторых кактусов (*Echi-*

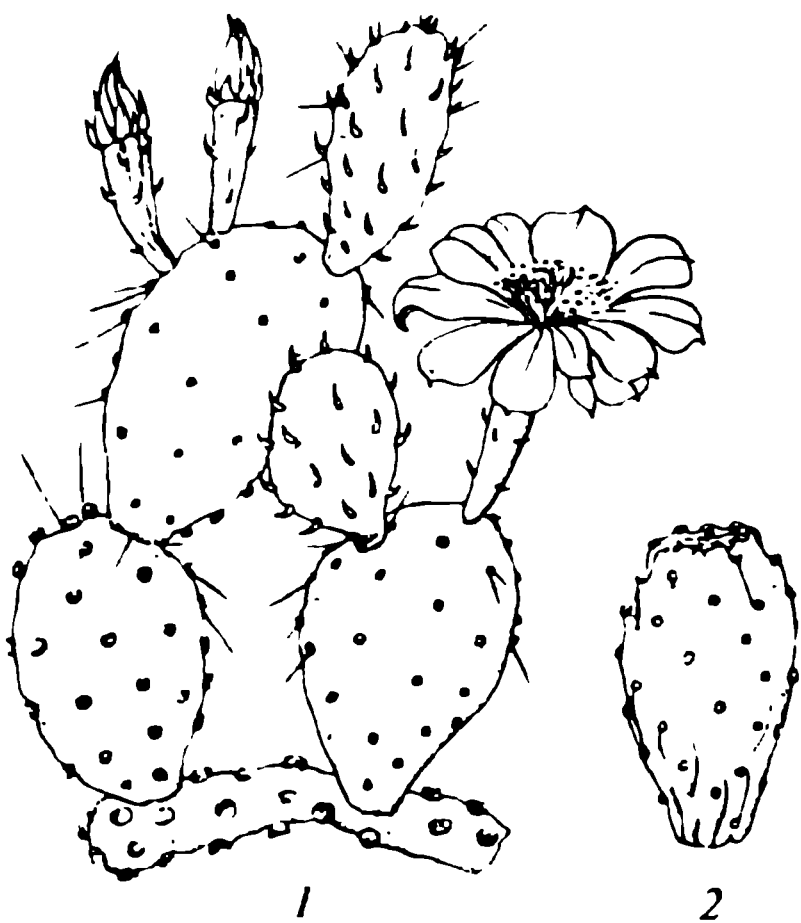


Рис. 8.10. Кактусовые. Опунция фикус-индика (*Opuntia ficus-indica*):

1 — побег с цветками; 2 — плод

porris) раскрываются лишь ночью, поэтому их опыляют только ночные бабочки. Плод — ягода; у некоторых представителей плоды крупные и съедобные (*Opuntia ficus-indica*) (рис. 8.10).

В стеблях накапливаются разнообразные алкалоиды, беталаины, органические кислоты, а также значительное количество слизи. Некоторые виды *турбиникарпуса* (*Turbinicarpus*) содержат галлюциногенные алкалоиды, применяемые в медицине. Сок из ряда видов кактусов идет на приготовление местных алкогольных напитков

Семейство маревые — Chenopodiaceae

В семействе насчитывается более 105 родов и около 1 600 видов. Представители семейства распространены довольно широко, встречаются на всех континентах в засушливых местностях и приспособлены, как правило, к повышенному содержанию солей в почве.

Паспорт семейства
Количество родов — 105, видов — 1 600
Цветок — *Ca ₂ Co ₂ A ₂ G ₍₂₎ , *Ca ₄ Co ₄ A ₄ G ₍₄₎ .
♂P ₄ A ₄ G ₀ , ♀P ₀ A ₀ G ₁ — шпинат огородный (<i>Spinacea oleracea</i>)
Распространение — в засушливых местобитаниях на всех континентах
Жизненная форма — травы, редко кустарники
Листья — простые очередные, без прилистников, часто покрыты волосками или солевыми железками. Могут видоизменяться в колючки или редуцироваться
Соцветия — цимбидные (извилины), ботриодные (кисть), одиночные цветки
Опыление — насекомыми, редко ветром
Плоды - псевдомонокарпии (орех или семянка); соплодия
Важнейшие роды — солянка (<i>Salsola</i>), саксаул (<i>Haloxylon</i>), свекла (<i>Beta vulga</i>)

Среди маревых довольно много злостных и трудноискоренимых сорняков-космополитов (виды родов *марь* — *Chenopodium* и *лебеда* — *Atriplex*). Жизненная форма — травы, но встречаются и кустарники (виды *солянок* — *Salsola*) или небольшие своеобразного вида деревья среднеазиатских пустынь (*саксаул* — *Haloxylon*). Листья простые, без прилистников, нередко покрыты беловатым налетом, образованным звездчатыми волосками или особого типа

солевыми железами. Листья могут быть мясистыми, превращаться в колючки или редуцироваться, в этом случае фотосинтез осуществляют стебли. Листорасположение очередное. Цветки актиноморфные, относительно мелкие, невзрачные, обоеполые или раздельнополые. Околоцветник двойной, при этом лепестки и чашелистики внешне мало отличаются друг от друга, в силу чего он нередко кажется простым. Число листочков околоцветника варьирует от 2 до 5, или они полностью редуцированы. Число тычинок обычно равно числу долей околоцветника, при этом они не сросшиеся. Гинецей состоит из 2—4 сросшихся плодолистиков. Завязь верхняя, редко полунижняя (*свекла* — *Beta vulgaris*), одногнездная, несущая 2—4 более или менее сросшихся столбика. Семязачаток один, прикрепленный к основанию гнезда завязи. Плод псевдомонокарпный: небольшой орех со склерифицированным перикарпием или семянка с кожистым перикарпием. Семена морфологически часто подобны семенам гвоздичных. Плоды маревых имеют кры-



Рис. 8.11. Маревые. Свекла обыкновенная (*Beta vulgaris*):

1 — головка корнеплода; 2 — цветоносный побег; 3 — часть соцветия; 4, 5 — цветок; 6 — диаграмма цветка; 7 — соплодие — клубочек

ловидные придатки различной формы и чаще всего распространяются с помощью ветра. Соцветия различного типа: цимондные (извилины), ботрические (кисть); цветки могут быть и одиночные.

Для маревых характерна анемофилия, но изредка встречаются и насекомоопыляемые виды. В исследованных видах маревых найдены алкалоиды, флавоноиды и летучие эфирные масла.

Большое пищевое значение имеет свекла (*Beta vulgaris*), широко культивируемая в России, США, Иране и некоторых других странах ради корнеплодов, содержащих в некоторых сортах до 25 % сахарозы (рис. 8.11). Высоковитаминным овощем является шпинат огородный, съедобны листья некоторых видов лебеды и мари. Из *анабазиса безлистного* (*Anabasis aphylla*) выделяют алкалоид анабазин, входящий в инсектицидные препараты, применяемые в сельском хозяйстве. Лекарственным растением в некоторых странах считается *марь амброзиевидная* (*Ch. ambrosioides*), из травы которой получают так называемое хеноподиевое масло, обладающее противоглистной активностью.

Семейство амарантовые — Amaranaceae

Семейство объединяет около 65 родов и более 350 видов, распространенных во всех климатических зонах, но преимущественно в тропиках Африки и Америки. Светолюбивые растения, требующие богатых азотом почв, амарантовые часто становятся злостными сорняками пропашных культур. Амарантовые являются исключительно заносными растениями. Центр разнообразия рода *амарант* (*Amarant*) лежит на юго-западе США и в Мексике, откуда все новые виды рода заносятся в Европу. Представители рода *амарант* (*A. albus*, *A. blitoides*) встречаются в Средней и Восточной Европе и в Сибири.

Паспорт семейства
Количество родов — 65, видов — 850
Цветок — *Ca ₅ Co ₀ A ₅ G ₍₂₋₃₎
Распространение — тропики Африки и Америки
Жизненная форма — однолетние или многолетние травы, иногда кустарники
Листья — простые цельные, очередные или супротивные
Соцветия — кисть, метелка
Плоды — орех, реже односеменная коробочка, очень редко ягода
Важнейшие роды — <i>амарант</i> (<i>Amarant</i>)

Жизненная форма — многолетние или однолетние травы, реже кустарники и даже небольшие вечнозеленые деревья. Листорасположение очередное или супротивное. Листья простые цельные, без прилистников. Цветки мелкие, актиноморфные, обычно обоеполые. Лепестков у амарантовых нет, а чашечка, как правило, состоит из 3—5 сухих пленчатых чашелистиков, которые могут полностью редуцироваться. Тычинок 5, очень редко больше, реже 1—4; их число равно числу чашелистиков; в основании они обычно сросшиеся в короткую трубочку. Гинецей ценокарпный из 2—3 плодолистиков, реже из 5. Завязь верхняя, одногнездная с одним столбиком и одним базальным семязачатком, очень редко с многочисленными семязачатками. Короткий столбик оканчивается лопастным рыльцем.

Для многих видов характерна, несмотря на мелкие и просто устроенные цветки, энтомофилия и наблюдается постепенный переход к анемофилии. Плод — орех, часто с кожистым околоплодником, очень редко ягода или кожистая односеменная коробочка, вскрываемая крышечкой. Семена без эндосперма, но с обильным крахмалистым или белковым периспермом.

Распространение плодов часто осуществляется с помощью сложных прицепков, в которые превращаются боковые цветки или группы цветков дихазиальных соцветий.

Сложные соцветия открытого типа могут быть верхушечными или пазушными разнообразного облика: кистевидные или метельчатые тирсы или цимоиды, нередко с ярко окрашенными прицветниками или прицветничками. Окрашенные прицветники сохраняются после цветения, и цветки внешне выглядят неувядающими. Это получило отражение в названии типового рода семейства

(*Amarant*), которое переводится с древнегреческого как «неувядающий цветок» (рис. 8.12).

Среди амарантовых есть декоративные растения: амарант хвостатый (*A. caudatus*), гомфрена шаровидная (*Gomphrena globosa*). Листья и молодые побеги некоторых амарантов (*A. lividus*, *A. retroflexus*) употребляют в пищу как овощи, а в Южной



Рис. 8.12. Амарантовые. Амарант запрокинутый (*Amaranthus retroflexus*):

1 — общий вид; 2 — плод

Америке отдельные виды этого рода (*A. caudatus*, *A. cruentus*) разводят как зерновые культуры из-за очень богатого аминокислотного состава (в частности, лизина) семян. Среди амарантовых обычны виды, продуцирующие беталаины. *Полпола* (*Aerva lanata*) издавна использовалась в народной медицине Шри-Ланки при мочекаменной болезни, а в настоящее время введена в российскую медицину.

Семейство гвоздичные — Caryophyllaceae

Гвоздичные — большое семейство, в котором насчитывается примерно 80 родов и 2 000 видов. Представителей гвоздичных можно встретить в самых различных местообитаниях на всех континентах земного шара. Наибольшее многообразие видов наблюдается в Средиземноморье. Некоторые виды — *звездчатка* (*Stellaria*) и *ясколка* (*Cerastium*) — стали почти космополитными сорняками.

Паспорт семейства
Количество родов — 80, видов — 2 000
Цветок — *Ca ₍₄₋₅₎ Co ₄₋₅ A ₄₊₄ или 5+5G ₍₂₎ или (5). *Ca ₍₅₎ Co ₅ A ₅₊₅ G ₍₂₎ — <i>гвоздика пышная</i> (<i>D. superbus</i>)
Распространение — самые различные местообитания на всех континентах земного шара
Жизненная форма — многолетние или однолетние травы
Листья — супротивные, редко очередные, простые, цельные и большей частью цельнокрайние, иногда снабженные чешуевидными прилистниками, но чаще без них
Соцветия — различного типа, в основе лежит дихазий
Опыление — насекомыми, редко самоопыление
Плоды — ценокарпии (коробочки)
Важнейшие роды — <i>туркестанский мыльный корень</i> (виды родов <i>Acanthophyllum</i> и <i>Allochrysa</i>) и <i>мыльнянка</i> (<i>Saponaria</i>)

Жизненная форма — многолетние или однолетние травы с супротивным, редко очередным листорасположением. Листья простые цельные и большей частью цельнокрайние, иногда снабженные чешуевидными прилистниками, но чаще без них. Цветки актиноморфные, обоеполые, редко раздельнополые, собранные в соцветия различного типа, в основе которых всегда лежат дихазии. Околоцветник двойной. Чашечка состоит из 4—5 срастающихся, редко свободных чашелистиков. Иногда ее осно-

вание охватывают плотно прилегающие прицветники (род *гвоздика* — *Dianthus*). Лепестки в числе 4—5 свободные, редко отсутствуют полностью. Часто они дифференцированы на отгиб (верхняя расширенная часть) и ноготок (нижняя суженная часть) и иногда начиная от верхушки более или менее глубоко надрезаны. На границе отгиба и ноготка часто заметны лепестковидные выросты, образующие привенчик. Тычинки обычно свободные или реже прирастающие к чашелистикам, в двух кругах по 5, либо 4 или 5 в одном круге. Гинецей ценокарпный, сросшийся из 2—5 плодолистиков. Завязь верхняя, одногнездная, с многочисленными семязачатками. Число столбиков соответствует числу плодолистиков. Плод ценокарпный — коробочка, вскрывающаяся на верхушке зубчиками; семена многочисленные, мелкие, обычно без эндосперма.

Цветки гвоздичных опыляются перекрестно, преимущественно летающими насекомыми. Часто опылителями бывают дневные или ночные бабочки. Известны случаи самоопыления. Плоды и семена разносятся ветром (анемохория) или рассеиваются при переносе целых растений типа «перекати-поле». Иногда семена, снабженные мясистым присемянником, растаскиваются муравьями (мирмекохория).

Гвоздичные богаты сапонинами (вещества, при встряхивании с водой образующие стойкую пену), используемыми в медицине и для технических нужд. Из сапониносодержащих растений наиболее важны «туркестанский мыльный корень» (виды родов *Acanthophyllum* и *Allochrusa*) и широко культивируемая *мыльнянка лекарственная* (*Saponaria officinalis*) (рис. 8.13), дающая «красный мыльный корень» (рис. 31 цв. вкл.).

Среди гвоздичных довольно много известных декоративных растений, например *гвоздика китайская* (*D. chinensis*). Многочис-

ленные махровые сорта, выращиваемые на срезку, были получены от многолетней *гвоздики садовой*, или *голландской* (*D. caryophyllus*).

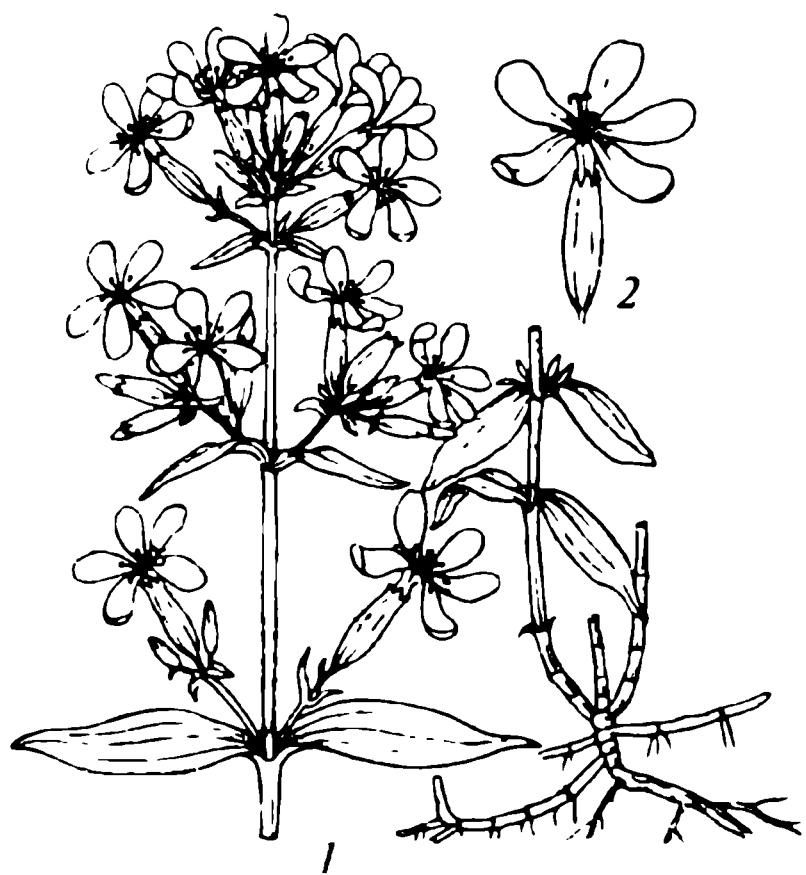


Рис. 8.13. Гвоздичные. Мыльнянка лекарственная (*Saponaria officinalis*):

1 — общий вид; 2 — цветок

Порядок гречишноцветные — Polygonales

К порядку гречишноцветные (гречишные) относится единственное семейство — *гречишные*.

Семейство гречишные — Polygonaceae

Известно около 35 родов и до 1 000 видов гречишных, распространенных по всему земному шару, но более всего в умеренных областях Северного полушария.

<i>Паспорт семейства</i>
Количество родов — 30, видов — около 1000
Цветок — $*P_5A_{3+3}G_{(2-3)}$ — <i>горцы</i> , $*P_5A_{5+3}G_{(3)}$ — <i>гречиха</i>
Распространение — повсеместно, но в основном умеренные области в Северном полушарии
Жизненная форма — многолетние или однолетние травы, небольшие деревья
Листья — большинство очередные, лишь иногда супротивные, с прилистниками
Соцветия — метелки, колосья или головки, в основе которых лежит дихазий
Опыление — насекомыми, редко самоопыление
Плоды — псевдомонокарпии (орех)
Важнейшие роды — горец (<i>Polygonum</i>), щавель (<i>Rumex</i>), гречиха (<i>Fagopyrum</i>)

Жизненная форма — однолетние и многолетние травы и даже небольшие деревья, часто с членистыми (из-за ярко выраженных узлов) стеблями. Листорасположение чаще очередное, лишь иногда супротивное. Листья простые цельные, с прилистниками, образующими *раструб*, охватывающий полностью стебель. Строение раструба разнообразно: у молодого листа он охватывает верхушку побега, а у зрелого защищает пазушную почку. Интересны кустарники с ремневидными побегами — *кладодиями*, несущими быстро опадающие листья, которые характерны для рода *мюленбекия* (*Muchlenbeckia*).

Цветки обоеполые или раздельнополые (в этом случае растения однодомные или двудомные), актиноморфные, с простым околоцветником, составленным 3—6 свободными или сросшимися листочками, часто отчетливо циклические с двух- или трех-

членными крутами. Андроей из 1 — 3 кругов тычинок, с 3 тычинками в каждом круге. Члены внешнего круга андроея часто удвоены (тогда достигается максимальное для дициклического андроея число тычинок — 9), а внутреннего круга — нередко редуцированы. Лишь иногда в цветке бывает до 20 тычинок. Гинецей состоит из 3, реже из 2 или 4 сросшихся плодолистиков. Завязь верхняя, одногнездная, с одним семязачатком на массивной ножке. Мелкие цветки собраны в пазушные и верхушечные цимозные соцветия, объединенные в свою очередь в более сложные соцветия, подобные метелкам, колосьям или головкам. Плод псевдомонокарпный — орех. Листочки околоцветника остаются при плодах и участвуют в их распространении. Семя с обильным эндоспермом, без перисперма.

Для рода *горец* (*Polygonum*), включающего до 200 видов, характерен пятичленный околоцветник. Среди горцев много сорных растений (*P. persicaria*, *P. lapathifolium*). На вытаптываемых местах обычен *горец птичий*, или *спорыш* (*P. aviculare*). Для *горца земноводного* (*P. amphibium*) характерна способность образовывать наземные формы с короткочерешковыми листьями, а также формы водные — с листьями плавающими, длинночерешковыми. В соцветиях *горца живородящего* (*P. viviparum*) часть цветков превращена в луковички, служащие для вегетативного размножения. Травя некоторых видов горцев применяется в отечественной медицине



Рис 8.14. Гречишные Гречиха посевная (*Fagopyrum esculentum*):

1 — цветоносный побег, 2 — гетеростильный цветок (а — короткостолбчатый, б — длинностолбчатый), 3 — диаметр цветка, 4 — разрез пестика (внутренние нектарники — н), 5 — плод (а — общий вид, б — поперечный разрез, виден иогнутый карман)

как кровоостанавливающее средство, а *P. tinctorum* и как красильное растение.

К горцу близок центральноазиатский род *гречиха* (*Fagopyrum*), к которому принадлежит культивируемая крупяная медоносная культура *гречиха съедобная* (*F. esculentum*). Гречиха имеет большое хозяйственное значение (рис. 8.14). Гречневая крупа (очищенные от околоплодника семена) содержит железо, кальций, фосфор, витамины В₁, В₂, легкоусвояемые белки и, таким образом, является ценным диетическим продуктом. В то же время она наряду с другими растениями служит источником получения флавоноида рутина, обладающего Р-витаминной активностью. Свойство корней *гречихи сахалинской* (*Polygonum sachalinense*) интенсивно извлекать из почв тяжелые металлы используют для очистки загрязненных земель.

Для рода *щавель* (*Rumex*) характерны двухкруговой, шестилистный, остающийся при плодах околоцветник и двухкруговой андроцей из 6 тычинок. Внутренние листочки околоцветника более крупные, окружают пестик, а затем и плод, способствуют его перенесению ветром, водой или на шерсти животных. Листья щавеля издавна широко применяются в пищу.

Цветок представителей центральноазиатского рода *ревень* (*Rheum*) отличается удвоением тычинок наружного круга и опадающим околоцветником. Мясистые черешки овощного растения *ревеня волнистого* (*Rh. undulatum*), содержащие органические кислоты и большое количество витаминов, используют в пищу. *Ревень тангутский* (*Rh. tanguticum*) является ценнейшим слабительным средством.

ПОДКЛАСС ГАМАМЕЛИДЫ — НАМАМЕЛИДИДЫ

Гамамелиды — достаточно большой подкласс, включающий 16 порядков. В нем можно еще встретить представителей с апокарпным гинецеем, что указывает на их связь с древнейшими магнолиевыми.

Порядок букоцветные — Fagales

Порядок включает два семейства — *буковые* и *березовые*.

Семейство буковые — Fagaceae

Семейство насчитывает 8 родов и около 950 видов. Буковые распространены главным образом в умеренной зоне Северного полушария, произрастают также в тропиках и субтропиках.

Паспорт семейства
Количество родов — 8, видов — 950
Цветок — *♂P ₍₄₋₆₎ A ₈₋₁₂ G ₀ , ♀P ₆ A ₀ G ₍₃₎ — бук лесной (<i>Fagus sylvatica</i>)
Распространение — умеренная зона Северного полушария
Жизненная форма — листопадные или вечнозеленые деревья, реже кустарники
Листья — простые цельные или лопастные, очередные, с рано опадающими прилистниками
Соцветия — сережковидные или колосовидные, в основе которых лежит дихазий
Опыление — ветро-, реже насекомоопыляемые
Плоды — псевдомонокарпии (односеменной орех, желудь)
Важнейшие роды — каштан (<i>Castanea</i>), бук (<i>Fagus</i>), дуб (<i>Quercus</i>)

Жизненная форма — однодомные деревья, реже кустарники. Листья простые цельные или лопастные, с рано опадающими прилистниками. Цветки мелкие, невзрачные. Мужские и женские цветки с простым околоцветником, из 4—7 листочков. Околоцветник в женских цветках часто отсутствует. В мужских цветках тычинки свободные, их количество вдвое больше числа листочков околоцветника. В женских цветках гинецей состоит из 6, чаще из 3 сросшихся плодолистиков. Завязь нижняя, 3—6-гнездная, с 3—6 столбиками. В каждом гнезде 2 висячих семязачатка. Соцветия — сережковидные или головчатые тирсы, где парциальным соцветием являются дихазии, редуцированные иногда до одного цветка. Отдельные дихазии окружены обычно чешуйчатой или чашевидной *оберткой*, или *плюской*, образованной видоизмененными стерильными ветвями соцветия. Детали строения цветков и соцветий разных родов существенно различаются. Плод — псевдомонокарпный: орех (или его вариант — желудь). Плоды по одному или по несколько заключены в плюску. Семена без эндосперма, с крупным зародышем. Растения ветро-, реже насекомоопыляемые.

Род каштан (Castanea) распространен в субтропиках Евразии и на востоке Северной Америки. Плюска покрыта колючими иглами, полностью заключает в себе 3 плода и вскрывается 4 створками. Пестики с 6 столбиками и 6-гнездной завязью. *Каштан благородный (C. sativa)* образует леса во многих районах Средиземноморья, в нижнем поясе гор на Западном Кавказе. У каштана благородного листья простые, цветки мелкие, раздельнополые; колючая плюска заключает 3 плода. Он очень декоративен во время цветения за счет беловатых прямостоячих обоеполых соцветий. Известным блюдом являются жареные и печеные плоды каштана.

Род бук (Fagus) распространен в умеренно теплых и субтропических районах Евразии и востока Северной Америки. Плюска покрыта жесткими щетинками, обычно более мелкая, чем у каштана, полностью заключает в себе 2 плода и вскрывается 4 створками. Пестики с 3 столбиками и 3-гнездной завязью. *Бук восточный (P. orientalis)* — одно из наших самых крупных деревьев, высотой до 30 (40) м и нескольких метров в обхвате.

Род дуб (Quercus) распространен главным образом в субтропических и тропических районах Северного полушария. Плюска покрыта щетинками, охватывает нижнюю часть единственного плода и не вскрывается. Таким образом, в отличие от каштана и бука в случае дуба трудно говорить о дихазиях. Пестик с 3 столбиками и 3-гнездной завязью. Наиболее известный в Европе *дуб черешчатый, или обыкновенный (Q. robur)* (рис. 8.15) — один из самых морозостойких дубов, спокойно переносящий морозы до -30°C и ниже. Характерная лесообразующая порода в зоне широколиственных лесов и лесостепи. Дуб довольно светолюбив и не очень требователен к механическому составу и химизму почвы при условиях достаточного дренажа. В благоприятных местообитаниях растет



Рис. 8.15. Буковые. Дуб черешчатый (*Quercus robur*):

1 — побег с соцветиями пестичных (а) и тычиночных (б) цветков; 2 — пестичный цветок, 3 — тычиночные цветки, 4 — плоды — желуди

довольно быстро. Высота может достигать 20 м и более, толщина ствола в несколько обхватов. Доживает до нескольких сот лет.

В отличие от лопастных листьев дуба обыкновенного и *дуба красного* (*Q. rubra*) родом из Северной Америки листья у *дуба каменного* (*Q. ilex*), характерного для Средиземноморья, совершенно цельные и даже цельнокрайние.

Дуб — важный источник дубильных веществ; особенно высоко их содержание в коре, плюске и в галлах, вызываемых двукрылыми насекомыми — галлицами; галлы можно найти и у обыкновенного дуба. Специально для получения пробки возделывается на Южном берегу Крыма и на Кавказе *дуб пробковый* (*Q. suber*), дающий необыкновенно мощную пробковую корку. Обычно используют деревья 8—9-летнего возраста, с которых снимают по 100—150 кг пробки.

Восточноазиатские дубы, например *дуб монгольский* (*Q. mongolica*), — кормовые растения для китайского дубового шелкопряда (*Antheraea pernyi*), из коконов которого получают особые сорта шелка.

Многие виды буковых, помимо их традиционного использования на древесину, находят и другие аспекты применения. Так, желуди и буковые орехи являются нередко основным кормом для свиней и кабанов.

Буковые богаты таннидами, флавоноидами, тритерпенами. Галлы, образующиеся на листьях *дуба красильного* (*Q. infectoria*), а также кора дуба черешчатого используются для приготовления вяжущего средства.

Семейство березовые — Betulaceae

В семействе березовые известно 6 родов и около 200 видов.

Паспорт семейства
Количество родов — 6, видов — 200
Цветок — *♂P ₂ A ₂ G ₀ , *♀P ₀ A ₀ G ₍₂₎ — <i>береза пониклая</i> (<i>Betula pendula</i>)
Распространение — <i>внетропические, умеренные зоны Северного полушария</i>
Жизненная форма — <i>деревья и кустарники</i>
Листья — <i>простые цельные, с прилистниками</i>
Соцветия — <i>сережки, в основе которых лежат тирсы — сильно редуцированные дихазии из трех, реже двух цветков</i>
Опыление — <i>ветроопыляемые</i>
Плоды — <i>псевдомонокарпии (орех, нередко с крыловидными выростами)</i>
Важнейшие роды — <i>береза (Betula), лещина (Corylus), ольха (Alnus)</i>

Жизненная форма — деревья и кустарники, образующие в умеренной зоне мелколиственные леса. Листья простые цельные, с прилистниками. Растения однодомные, мужские цветки собраны в сережки, а женские — в шишковидные тирсы. В основе всех соцветий лежат сильно редуцированные дихазии из 3, реже из 1 — 2 цветков. Цветки правильные, околоцветник невзрачный, простой иногда отсутствует, число его долей 2 — 4. В мужских цветках чаще всего 2 — 4 тычинки, противостоящие листочкам околоцветника; женские цветки без околоцветника и полностью лишены тычинок. Гинецей из 2 сросшихся плодолистиков. Завязь нижняя, в завязи развивается только по одному семязачатку. Рыльца длинные, выступающие, нередко ярко окрашенные. Плод псевдомонокарпный — орех, нередко с крыловидными выростами. Семена без эндосперма.

К семейству березовые относятся такие растения, как лещина, ольха, береза, имеющие большое практическое значение и медицинское применение.

На территории России произрастает *лещина обыкновенная* (*Corylus avellana*), известная как лесной орех. У орешника в цветке прицветные чешуи срастаются вокруг пестика и образуют зеленую лопастную обертку — плюску. В образовании плюски участвуют кроющие лист и 2 прицветника. Плоды рода лещина — крупные, тяжелые, толстостенные орехи, окруженные плюской. При созревании они выпадают из плюски. Из-за особенностей плода лещину иногда выделяет в отдельное семейство *лещиновые* (*Corylaceae*).

Фундук — культурное растение, естественный гибрид трех видов лещины (*C. avellana*, *C. maxima*, *C. pontica*) — имеет крупные орехи. Основными поставщиками фундука являются южные районы России, Крыма, Кавказа, где есть плантации фундуков. Орехи используются в кондитерском производстве как

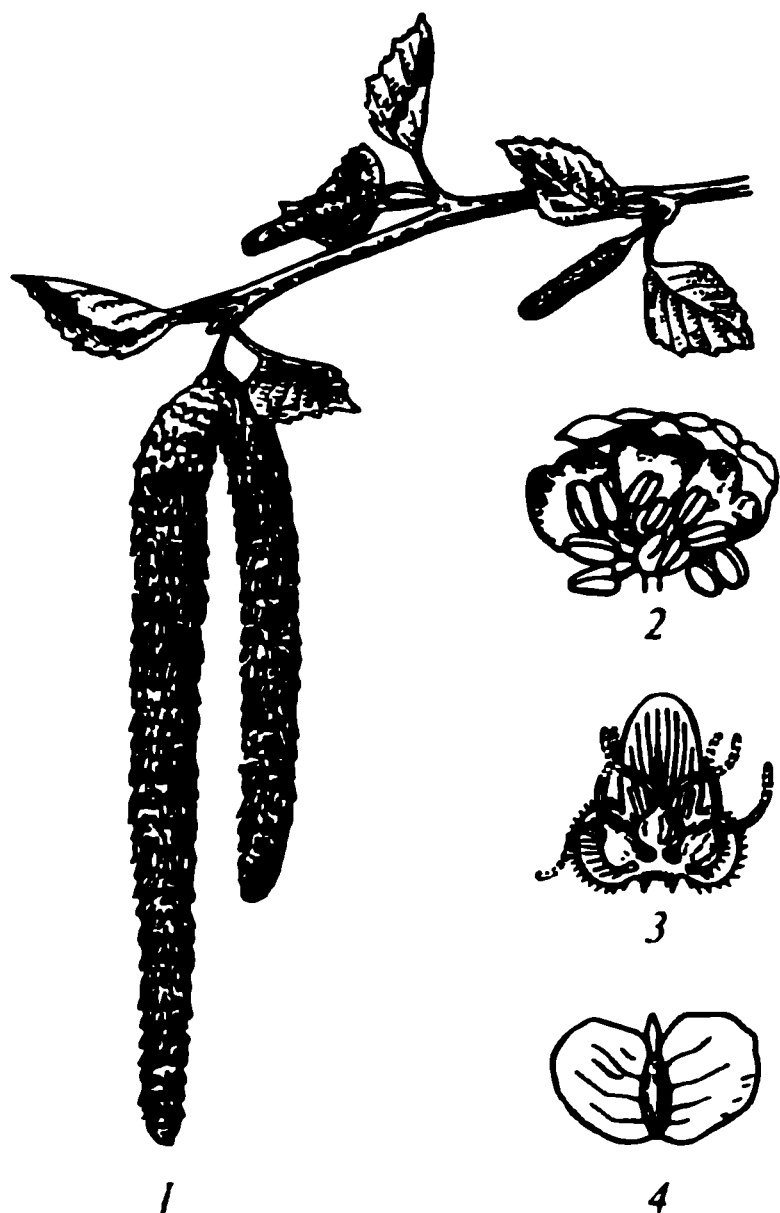


Рис. 8.16. Березовые. Береза (*Betula pendula*):

1 — мужские и женские соцветия; 2 — мужской дихазий; 3 — женский дихазий; 4 — плод

лакомство и как сырье для производства ценнейшего орехового масла.

Наиболее распространенные в Европе и встречающиеся на территории России виды — *береза повислая*, или *б. бородавчатая* (*Betula pendula*) (рис. 8.16), и *береза пушистая*, или *б. белая* (*B. pubescens*). Первый вид распространен на сухих почвах, второй — по переходным болотам. При повреждении береза легко отрастает порослью от основания ствола. Этим объясняется массовое развитие березняков на месте вырубленных сосновых лесов (что широко распространено в России).

Белый цвет стволов березы связан с наличием в клетках пробки бетулина. Береза ценится за древесину, которая в молодом возрасте используется для производства досок и строительного бруса. Березовые дрова считаются одними из самых лучших. Весной заготавливается березовый сок. Из бересты готовятся разнообразные поделки. В медицине используются почки березы. Березовые веники являются обычным атрибутом бани.

Кроме березы в состав семейства входит род *ольха* (*Alnus*). Наиболее широким ареалом обладают два вида — *ольха черная* (*A. glutinosa*) и *ольха серая* (*A. incana*). Ольха черная преобладает на низинных болотах, богатых торфом, ольха серая распространена в таежной зоне и относится к числу вторичных мелколистных пород, которые замещают ель после вырубания. Важной особенностью ольхи является симбиоз с азотфиксирующими микроорганизмами (в первую очередь с актиномицетами). Клубеньки на корнях ольхи достигают 5 см в диаметре. Значимость видов рода ольха как источника древесины меньше, чем березы. Ольховые топи очень важны для сохранения гидрологических характеристик ландшафтов.

ПОДКЛАСС ДИЛЛЕНИИДЫ — DILLENIIDAE

Подкласс включает 31 порядок, 97 семейств, 1910 родов и около 36 000 видов. Объединяет примитивных представителей, еще сохраняющих общие черты с магнолиидами, и продвинутые более специализированные семейства, у которых цветки обычно с двойным околоцветником, спиральные, гемициклические и циклические, с ценокарпным гинецеем со сросшимися столбиками.

Порядок чайные — Theales

Порядок включает 13 преимущественно тропических семейств. Наиболее важными в практическом отношении являются семейства *чайные* и *зверобойные*.

Семейство чайные — Theaceae

Семейство объединяет 29 родов и около 1100 видов. Очень характерно распространение в горах (1500—2000 м и более над уровнем моря) тропической Азии, Индонезии, Америки, где чайные часто образуют целые заросли вместе с различными мареновыми, лавровыми и представителями других семейств.

<i>Паспорт семейства</i>
Количество родов — 29, видов — 1100
Цветок — $*Ca_5Co_5A_6G_{(3)}$ — чайное дерево
Распространение — тропики, отчасти субтропики, особенно горные леса
Жизненная форма — кустарники или невысокие деревья
Листья — очередные, часто 2-рядные цельнокрайние или пильчатые, кожистые вечнозеленые листья без прилистников
Соцветия — одиночные цветки на концах побегов или негустые кисти
Плоды — коробочка с колонкой в центре, костянка или ягода
Важнейший род — камелия (<i>Camellia</i>)

Жизненная форма — кустарники или невысокие деревья с очередным листорасположением. Листья простые цельные, цельнокрайние, без прилистников, или кожистые. Цветки правильные, обоеполые, с двойным околоцветником. Чашечка из 5—7 чашелистиков, венчик из 5—9 лепестков, свободных или при основании сросшихся, но большей частью пятичленные. Прimitивные черты Theaceae проявляются в спиральном расположении чашелистиков. Тычинок много, иногда срастающихся при основании в несколько пучков, реже тычинок 15 или 10. Завязь верхняя, 5—2-гнездная, обычно с большим числом семязачатков в гнезде. Хорошо выражен столбик. Цветки одиночные или собраны в очень малоцветковые кисти. Плод — коробочка с колонкой в центре, костянка или ягода. Семена без эндосперма, с крупным зародышем, часто крылатые. В листьях и коре много склерид.

К чайным относятся два всемирно известных растения из одного и того же рода камелия (*Camellia*). Камелия японская (*C. japonica*) — декоративный, исключительно обильно цветущий кустарник родом из Юго-Западного Китая. Существует множество сортов камелий с белыми, розовыми, красными и кремовыми цветками, все они махровые подобно пионам и розам. Однако цветки камелий лишены запаха, у дикой формы его тоже не было.



Рис. 8.17. Чайные. Чайное дерево (*Camellia sinensis*):

1 — побег с цветками; 2 — побег с плодами

В районах с очень мягкой зимой и высокой влажностью воздуха камелии выращивают в открытом грунте, в иных местах — в прохладных оранжереях.

Чайный куст (*Camellia sinensis*, или *Thea sinensis*) происходит из горных областей Юго-

Восточной Азии (рис. 8.17). Это вечнозеленое дерево или кустарник с очередными овальными листьями, в которых имеются постепенно чернеющие железки. Цветки пазушные, крупные, белые, с лепестками, сросшимися между собой у основания и с тычинками наружного круга. Плод — деревянистая коробочка, открывающаяся створками. В каждом гнезде одно крупное семя с большим эндоспермом.

Главные экспортеры чая — Китай, Япония, Индия и Шри-Ланка, но чай разводят и гораздо севернее. Большие плантации чая есть на Черноморском побережье Кавказа, в Западной Грузии, причем грузинский чай очень ценится на мировом рынке из-за высокого содержания дубильных веществ, придающих чаю цвет и вкус.

В Европе пьют обычно черный чай, в Средней Азии, Японии и Китае — зеленый.

Тонизирующее действие чая вызывают алкалоиды: кофсин, теофиллин, теобромин. Чай содержит больше кофеина, чем кофе, но другие вещества — антагонисты кофеина — ослабляют его действие.

Семейство зверобойные — *Hypericaceae*

Семейство включает 9 родов и 400 видов. Жизненная форма представителей, обитающих в тропиках и субтропиках, — деревья или кустарники, а травянистые формы прежде всего встречаются в роде зверобой (*Hypericum*). У представителей рода зверобой листья супротивные, простые, цельные, без прилистников. У некоторых представителей (*H. perforatum*) на листьях имеются просвечивающиеся точки — схизогенные вместилища с секретом.

<i>Паспорт семейства</i>	
Количество родов — 9, видов — 400	
Цветок — $*C_{a(5)}C_{o5}A_{\infty}G_{(2)}$ — <i>зверобой продырявленный</i>	
Распространение — <i>тропики, отчасти субтропики и области с умеренным климатом, исключая пустыни и полупустыни</i>	
Жизненная форма — <i>деревья или кустарники, редко (отчасти зверобой рода Hypericum) полукустарники и трава</i>	
Листья — <i>супротивные или мутовчатые, обычно вечнозеленые, простые, без прилистников</i>	
Соцветия — <i>зонтиковидные или щитковидные, цимозные, обычно в пазухах листьев</i>	
Опыление — <i>насекомыми</i>	
Плоды — <i>коробочка, ягода или костянка</i>	
Важнейший род — <i>зверобой (Hypericum)</i>	

Цветки обоеполые, актиноморфные, с двойным околоцветником. в зонтиковидных или щитковидных тирсах, обычно в пазухах листьев. Околоцветник двойной, пятичленный, доли венчика

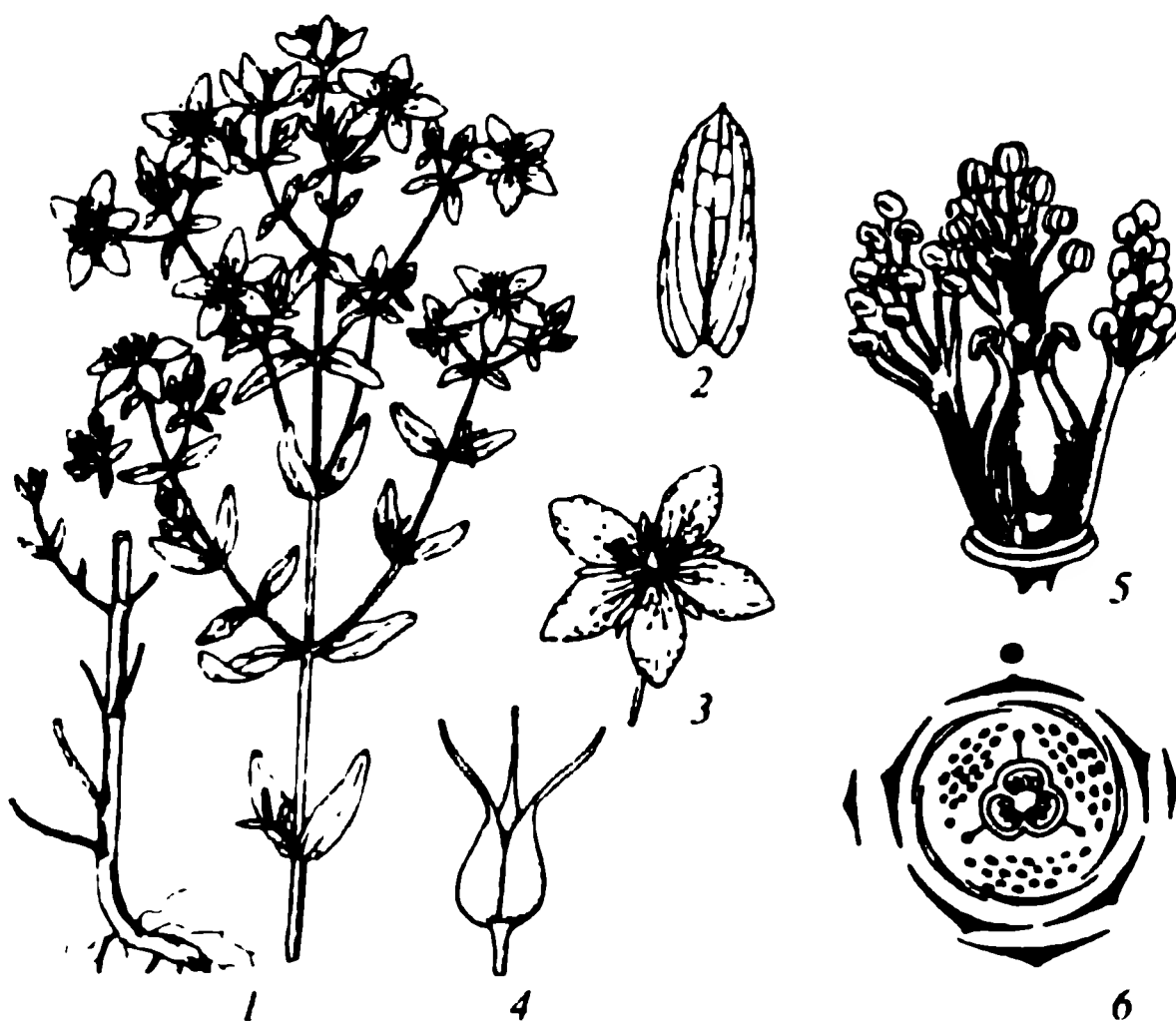


Рис. 8.18. Зверобой (*Hypericum perforatum*):

1 — внешний вид; 2 — лист; 3 — цветок; 4 — плод; 5 — цветок с удаленным околоцветником (ув.), 6 — диаграмма цветка

или чашечки свободные, но могут и срастаться при основании. В андроcee наружный круг тычинок отсутствует, а тычинки внутреннего круга срастаются при основании в 3—5 пучков. Завязь верхняя, из 3—5 плодолистиков, одно-, трех-, пятигнездная, обычно с большим числом семязачатков в гнезде. Столбики свободные, как правило, их количество соответствует количеству плодолистиков. Плод ценокарпный — коробочка или ягода. Семена без эндосперма, с крупным зародышем. В межклетниках — эфирные масла, бальзамы или смолы.

Зверобой продырявленный (рис. 8.18) и некоторые близкие виды (*зверобой пятнистый* — *H. maculatum*) давно и интенсивно используются в научной и народной медицине в качестве желчегонного, противовоспалительного и антимикробного средства.

Порядок фиалковые — Violales

Порядок объединяет 15 семейств, из которых во флоре России наибольшее значение имеет семейство *фиалковые*.

Семейство страстоцветные — Passifloraceae

Семейство включает 16 родов и до 600 видов, встречающихся большей частью в тропической Америке и Африке. В России оно в основном известно по *страстоцвету голубому* (*Passiflora caerulea*) (рис. 8.19) — комнатному или оранжерейному декоративному лазающему растению, и *пассифлоре инкарнатной* (*P. incarnata*). В декоративных целях выращивают и некоторые другие виды этого рода. Листья простые, с расчлененной листовой пластинкой. Цвет-

ки у страстоцветов одиночные, крупные, с двойным околоцветником. Цветки очень красивые, имеют своеобразное строение. Плод ценокарпный — ягода, у некоторых видов плоды съедобны.



Рис. 8.19. Страстоцветные. Страстоцвет голубой (*Passiflora caerulea*):

1 — общий вид; 2 — плод

Несколько странное название страстоцветов «цветки страстей Господних» было дано ранними миссионерами, в религиозном сознании которых отдельные органы необычного цветка были образно отождествлены с орудиями пыток Иисуса Христа. На самом же деле крупный, ярко окрашенный и очень нарядный цветок страстоцветов отнюдь не производит зловещего впечатления, а напоминает, скорее, пышный державный орден. Недаром его называли еще кавалерской звездой.

Семейство фиалковые — Violaceae

Семейство включает 29 родов и 900 видов во всех зонах земного шара.

Паспорт семейства
Количество родов — 29, видов — 900
Цветок — $\uparrow Ca_5Co_3A_5G_{(3)}$ — фиалка трехцветная (<i>Viola tricolor</i>)
Распространение — повсеместно
Жизненная форма — травы, кустарники, редко деревья
Листья — простые, с прилистниками, очередные
Соцветия — кисть, одиночные
Опыление — насекомыми
Плод — коробочка
Важнейший род — фиалка (<i>Viola</i>)

Жизненная форма — травы и кустарники, редко деревья. Листорасположение очередное; листья простые с прилистниками. Цветки обоеполые, зигоморфные или правильные, в соцвете-



Рис. 8.20. Фиалковые. Фиалка трехцветная (*Viola tricolor*):

1 — общий вид растения; 2 — цветок (вид сбоку); 3 — плод

тиях различного типа (у фиалки Ривиниуса — кисть) или одиночные.

Семейство фиалковые хорошо известно особенно по роду *фиалка* (*Viola*), к которому относятся 450 видов, распространенных главным образом в северной умеренной зоне (в тропиках — в горах). Фиалки среднерусских лесов — невысокие травы с лиловыми, довольно крупными зигоморфными цветками разнообразных оттенков. Околоцветник двойной, пятичленный, чашелистики и лепестки свободные или несколько сросшиеся. Лепестки все одинаковые или же передний лепесток снабжен при основании мешковидным выростом или шпорцем. Тычинок 5, свободных или несколько сросшихся тычиночными нитями, некоторые с нектароносными чешуйками. Гинецей ценокарпный, состоит из 3 плодолистиков. Завязь верхняя, одногнездная, с большим числом семязачатков (редко с одним). Плод ценокарпный — коробочка, вскрывающаяся по гнездам. Семена с эндоспермом, иногда крылатые.

Фиалки опыляются различными насекомыми. Нектар, выделяемый чешуйками тычиночных нитей, скапливается в шпорце венчика, выполняющего функцию нектарника. Для многих фиалок характерны нераспускающиеся *клеистогамные* цветки, т.е. имеет место самоопыление внутри невскрывшихся бутонов. У обычной в среднерусских лесах *фиалки удивительной* (*V. mirabilis*) семена дают только они, а яркие красивые цветки остаются в большинстве случаев стерильными.

Один из представителей рода фиалка разводится специально для украшения садов, балконов и т.п. — это разнообразно окрашенные *анютины глазки* (*V. × wittrockiana*). Растение представляет собой садовую гибридную форму, возникшую в результате искусственного скрещивания нескольких видов.

У фиалковых найдены эфирные масла, флавоноиды (в том числе антоцианы) и каротиноиды. *Фиалка полевая* (*V. arvensis*) и *фиалка трехцветная* (*V. tricolor*) находят применение в медицине (рис. 8.20).

Порядок тыквенные — Cucurbitales

Порядок включает единственное семейство — *тыквенные*.

Семейство тыквенные — Cucurbitaceae

Семейство включает около 100 родов и около 850 видов, произрастающих в тропиках и субтропиках обоих полушарий, немногие — в умеренных зонах.

<i>Паспорт семейства</i>
Количество родов — 100, видов — 850
Цветок — *♂Ca ₍₅₎ Co ₍₅₎ A ₍₂₎₊₍₂₎₊₁ G ₀ ; *♀Ca ₍₅₎ Co ₍₅₎ A ₀ G ₍₅₋₃₎
Распространение — <i>сухие и влажные тропики Азии, Африки и Америки</i>
Жизненная форма — <i>травы</i>
Листья — <i>простые очередные</i>
Соцветия — <i>цимозные или цветки одиночные</i>
Опыление — <i>насекомоопыляемые</i>
Плоды — <i>тыквина, реже коробочки</i>
Важнейшие роды — <i>тыква (Cucurbita), огурец (Cucumis), арбуз (Citrullus)</i>

Жизненная форма: стелющиеся, лазающие или вьющиеся травы, реже кустарники или небольшие деревья с очередным расположением. Листья лопастные или рассеченные, без прилистников. Цветки раздельнополые, правильные, белые или желтые, средних размеров или крупные, в цимозных соцветиях. Околоцветник двойной, пятичленный. Чашечка состоит из 5 сросшихся чашелистиков, венчик — из 5 сросшихся лепестков (за исключением одного рода), колесовидный или колокольчатый. Гипантий различной формы. Тычинок 5, сросшихся по 2 (или все вместе), реже свободных, прикрепленных к гипантию. Пятая тычинка, не нашедшая пары, остается свободной. Завязь нижняя, из 3—5 плодолистиков (но обычно из 3), 1- или 3-гнездная, с большим числом семязачатков. Столбик с 3—2-раздельными рыльцами. Пыльцевая трубка часто длинная. Плод, как правило, тыква.

Плоды большинства тыквенных сочные, невскрывающиеся: тыква с мощным кожистым экзокарпием, сочными мезокарпием и эндокарпием (огурец, дыня, арбуз), у других плоды более мелкие, ягодообразные. Семена без эндосперма. Несмотря на раздельнополость, опыляются перекрестноопыляемыми.

У так называемого *бешеного огурца (Echallium elaterium)*, встречающегося на юге России в полупустынных районах, при попытке сорвать плод семена выстреливают на большое расстояние (так называемый баллистический плод). Тыквенным еще принадлежит абсолютный рекорд по массе плодов, поскольку тыквы могут весить 50 кг и более (рекорд — 302 кг в США, 1986 г.).

Тыквенные очень своеобразны и легко отличаются по своим признакам от других растений. Побеги их стелются по земле либо обвиваются вокруг каких-нибудь опор, или вьются на высоту до 10 м и более с помощью усиков. Тыквенные не образуют антоциана, поэтому их цветки никогда не бывают розовыми, голубы-



Рис. 8.21. Тыквенные. Огурец посевной (*Cucumis sativus*):

1 — фрагмент побега с цветками и плодами, 2 — семя; 3 — продольный разрез женского цветка; 4 — продольный разрез мужского цветка

ми или лиловыми, а всегда только желтыми и белыми. Характерны биколлатеральные пучки. Тыквенные по количеству родов не уступают такому крупному семейству, как розоцветные.

Род тыква (Cucurbita) происходит из тропической Америки. Несколько видов этого рода широко культивируются во многих районах земного шара. Существует много сортов тыквы — пищевых, кормовых, декоративных (с пестрыми плодами). Хорошо известные *кабачки* и *патиссоны* — тоже сорта тыквы. Так называемая бутылочная тыква с крайне причудливыми плодами, из которых делают посуду, относится к роду *Lagenaria*. Одна из самых популярных овощных культур — *огурец (Cucumis sativus)* (рис. 8.21), его родиной является Индия. Близкая родственница огурцов — *дыня (Cucumis melo)*, вероятно, происходит из тропической Африки.

К числу самых популярных у нас тыквенных принадлежит *арбуз столовый (Citrullus vulgaris)*, возделывающийся в России в основном в южных районах (Нижняя Волга, Краснодарский край), в условиях жаркого и сухого лета. Арбузы часто достигают 10 кг и более и отличаются исключительно высокой сахаристостью (до 11 %). На силос разводят *арбуз кормовой (C. colocynthoides)* с сахаристостью до 3 %. Родина арбузов — Африка.

На Кавказе культивируются также виды рода *люффа (Luffa)*. В их крупных продолговатых плодах имеется мощная сеть прочных сосудистых пучков. После вымачивания плодов в воде она полностью освобождается от мякоти и используется в качестве мочалки.

Семена тыквы применяют в медицине, в том числе как глистогонное средство.

Порядок каперцовые — Capparales

Порядок объединяет 4 семейства, из которых в умеренном климате Северного полушария наиболее известно семейство крестоцветные, или капустные.

Семейство крестоцветные — Cruciferae, или Brassicaceae

Семейство объединяет 380 родов и 3 000 видов, распространенных во внетропических областях Северного полушария и прежде всего в Средиземноморье, Юго-Западной и Центральной Азии.

<i>Паспорт семейства</i>
Количество родов — 380, видов — 3 000
Цветок — $*Ca_{2+2}Co_4A_{2+4}G_{(2)}$
Распространение — повсеместно, но главным образом умеренные и холодные зоны
Жизненная форма — одно- и многолетние травы, реже кустарники и полукустарники
Листья — простые цельные или расчлененные (лировидные), очередные
Соцветия — кистевидные, щитковидные
Опыление — насекомыми
Плоды — стручки и стручочки
Важнейшие роды — горчица (<i>Brassica</i>), редька (<i>Raphanus</i>), желтушник (<i>Erysimum</i>)

Жизненная форма — многолетние или однолетние травы (очень редко — полукустарники и кустарники). Листорасположение очередное; листья простые, без прилистников. Цветки обоеполые, актиноморфные, четырехчленные. Чашелистиков 4, в 2 кругах, причем внутренние имеют при основании мешковидные выросты. Лепестков 4, расположенных крестообразно (отсюда и название семейства). Андроцей — четырехсильный: 2 короткие тычинки находятся в наружном круге, а 4 длинные — во внутреннем. У основания тычиночных нитей находятся нектарники — выросты оси цветка. Завязь верхняя, состоит из 2 сросшихся плодолистиков, двугнездная, с различным числом семязачатков. Столбик с головчатым или двухлопастным рыльцем. Плоды — стручки или стручочки, вскрываются 2 створками, с остающейся перегородкой, иногда невскрывающиеся (разламывающиеся на членики) или односеменные, орешковидные. Семена без эндосперма. Большинство крестоцветных цветут белыми или желтыми цветами. Соцветия представляют собой простые или двойные щитковидные кисти, без конечного цветка. В начале распускания соцветия выглядят как щитки, однако вследствие интеркалярного роста нижние части соцветий приобретают кистевидный облик.

Характерныместилищамирозина в вегетативных органах, семенах и соцветиях, содержащие фермент, гидролизующий

серосодержащие соединения у многих представителей крестоцветных.

Почти все сорные и мусорные крестоцветные — однолетние растения: *пастушья сумка* (*Capsella bursa-pastoris*), *ярутка полевая* (*Thlaspi arvense*), виды рода *гулявник* (*Sisymbrium*) и др. Крестоцветные имеют большой процент однолетников, но большинство из них все же многолетние травы, как, например, *свербига восточная* (*Bunias orientalis*) и *суренка* (*Barbarea*). Почти все высокогорные и арктические виды являются многолетниками.

К крестоцветным относится ряд важных в хозяйственном отношении растений. Первое место среди них занимает *капуста огородная* (*Brassica oleracea*). В северных широтах семена капусты высевают заблаговременно в парники для получения рассады. Известно очень много форм и сортов капусты (рис. 8.22). Например, в России очень популярна цветная капуста — форма с ветвистыми соцветиями и недоразвитыми цветками. Из этого же вида произошла кольраби — растение с реповидным стеблем, содержащим особенно много витамина С.

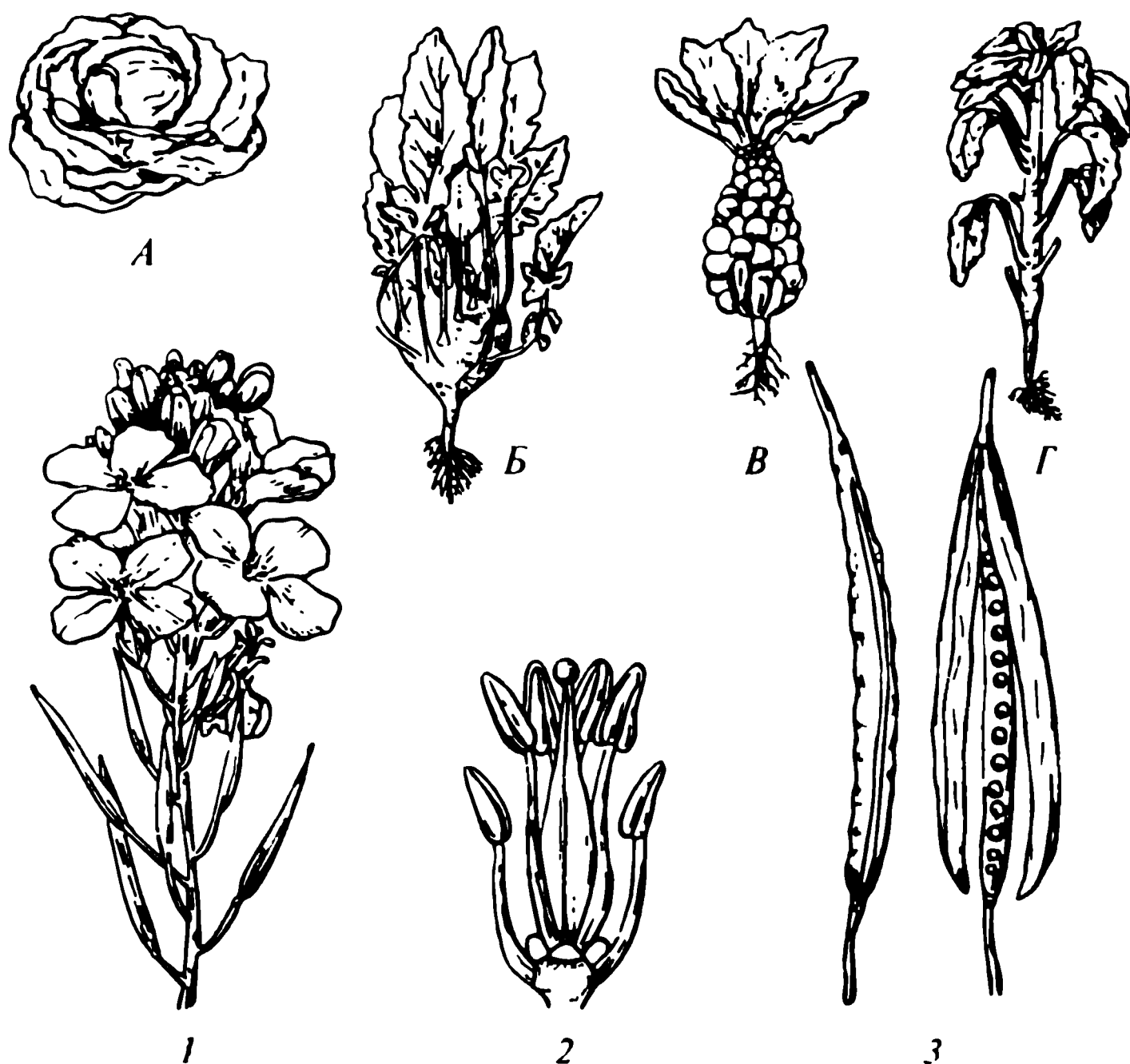


Рис. 8.22. Крестоцветные. Капуста огородная (*Brassica oleracea*):

А — белокочанная; Б — кольраби; В — брюссельская; Г — листовая; 1 — соцветие — кисть; 2 — цветок без околоцветника; 3 — плод — стручок

Редька и редис (редиска), относятся к одному и тому же виду *Raphanus sativus*. В качестве приправы к кушаньям очень популярен *хрен (Armoracia rusticana)*, встречающийся у нас и в диком виде. Это растение с крупными продолговатыми листьями и мощными соцветиями белых цветов. Достаточно распространен и род *горчица*: *горчица белая (Sinapis alba)*, *горчица сарептская (Brassica juncea)* (рис. 44 цв. вкл.) и *горчица черная (B. nigra)*. Особенно культивируются *горчица сарептская* и *горчица черная*, так как их семена содержат большое количество жирных масел. Из них получают *горчичное масло*, используемое в пищевой промышленности, а также *горчичный порошок*, содержащий *глюкозид синигрин*. Его *воспаляющее действие* на кожу лежит в основе *горчичников*, широко применяющихся в медицинской практике. В качестве *масличных культур* возделываются *рапс (Brassica napus var. oleifera)* и *рыжик (Camelina)*. Как *красильное растение* используется *вайда красильная (Isatis tinctoria)*. Виды *гесперис*, или *вечерница (Hesperis)*, *левкой (Matthiola)* и *лактифиоль (Cleiranthus)* — декоративны, разводятся как *садовые и комнатные растения*.

Желтушник серый (Eryzimum canescens) и некоторые виды *сердечника (Cardamine)* содержат *сердечные гликозиды*, используемые для приготовления препаратов *кардиотонического действия*.

Порядок ивоцветные — Salicales

Порядок включает единственное семейство — *ивовые*.

Семейство ивовые — Salicaceae

Семейство *ивовые* включает около 420 видов *двудомных деревьев, кустарников, иногда кустарничков, произрастающих в умеренных и холодных областях Северного полушария*.

Паспорт семейства
Количество родов — 3, видов — 420
Цветок — *♀P ₀ A ₀ G ₍₂₎ *♂P ₀ A _{2-∞} G ₀
Распространение — области с умеренным и холодным климатом Северного полушария
Жизненная форма — деревья, кустарники и кустарнички
Листья — очередные, цельные, реже лопастные, с прилистниками
Соцветия — колосовидные, сережковидные
Опыление — ветроопыляемые (тополя) и насекомыми (ивы)
Плод — коробочка, вскрывающаяся двумя створками
Важнейшие роды — ива (Salix), тополь (Populus)

Листья простые цельные, реже лопастные, с прилистниками; листорасположение очередное. Околоцветник отсутствует. Мужские цветки ивы состоят из различного числа тычинок (обычно 2—5), расположенных в пазухах кроющей чешуи (прицветника). В них имеется также 1, 2 или более небольших нектарников (ивы). За-



Рис. 8.23. Ивовые:

А — ива козья (*Salix caprea*): 1 — мужское соцветие; 2 — мужской цветок; 3 — женское соцветие; 4 — женский цветок; 5 — завязь; 6 — плод; 7 — семя; Б — тополь пирамидальный (*Populus nigra*): 1 — мужское соцветие; 2 — мужской цветок; 3 — женский цветок; 4 — раскрывшийся плод; 5 — семя

вязь состоит из двух сросшихся плодолистиков, одногнездная, с многочисленными семязачатками. Столбик один, с несколькими рыльцами. Плод — коробочка, вскрывающаяся двумя створками.

Семена многочисленные, с пучком волосков, далеко разлетающиеся, но быстро теряющие всхожесть. Эндосперм отсутствует. Соцветия ботрические: кистевидные и колосовидные, называемые обычно «сережками». Наиболее известны род *ива* (*Salix*) и род *тополь* (*Populus*).

Род *ива* включает не менее 300 видов с разнообразным местообитанием. Ивы и тополя легко образуют придаточные корни, хорошо растут в заболоченных местах и речных поймах. Например, *ветла* (*S. alba*) встречается в основном в поймах рек; *ива розмаринолистная* (*S. rosmarinifolia*) и *ива лопарская* (*S. lapponum*) — обитатели болот; *ива козья* (*S. caprea*) (рис. 8.23) — растение лесов. Есть и очень мелкие ивы — кустарнички, например *ива травянистая* (*S. herbacea*), растущая в тундре. Большинство ив цветет весной, до распускания листьев, привлекая своими душистыми соцветиями пчел и шмелей. Ивы иногда разводят в декоративных целях, в частности так называемую *вербу* (*S. acutifolia*) и другие виды с красивой красной «корой» молодых побегов.

Род *тополь* (*Populus*) насчитывает около 40 видов. У тополей нет отдельных нектарников в цветках, они ветроопыляемые, а тычинок больше, чем у ив (до 30). В еще большей степени, чем ивы, тополя приурочены к речным долинам, за исключением *осины* (*P. tremula*) и близкородственных ей лесных видов. Некоторые виды тополя достигают крупных размеров — до 40 м высоты и нескольких метров в обхвате, например *тополь гибридный* (*P. hybrida*), *тополь белый*, или *серебристый* (*P. alba*). К наиболее часто культивируемым видам относятся *тополь серебристый*, *тополь бальзамический* (*P. balsamifera*) родом из Северной Америки, с приятно пахнущими листьями, и *тополь пирамидальный* (*P. nigra* var. *italica*), широко распространенный на Украине, в Крыму и на Северном Кавказе (см. рис. 8.23). Тополь благодаря рекордной скорости своего роста является самым перспективным из древесных пород для кумуляции солнечной энергии, хотя в городском озеленении его женские экземпляры неудобны из-за «пуха» семян.

У некоторых ивовых найдены флавоноиды, в коре — дубильные вещества. Древесина ивовых может использоваться на топливо, а прутья — для плетения корзин. Ивовые служат кормом для лосей, зайцев и оленей. Ивовый веточный корм неплохо едят и домашние животные.

Почки *тополя черного* (*P. nigra*) применяют в медицине как антиревматическое средство.

Порядок вересковые — Ericales

Порядок объединяет несколько семейств, практическое значение из которых имеют собственно *вересковые*.

Семейство вересковые — Ericaceae

В семействе насчитывается 140 родов и 3 500 видов во всех зонах, кроме степей и пустынь.

Паспорт семейства
Количество родов — 140, видов — 3 500
Цветок — $*C_{(5)}C_{(5)}A_{5+5}G_{(5)}$ — черника обыкновенная (<i>Vaccinium myrtillus</i>); $*C_{(4)}C_{(4)}A_{4+4}G_{(4)}$ — клюква (<i>Oxycoccus</i>), брусника (<i>Vaccinium vitis-idaea</i>)
Распространение — повсеместно, кроме пустынь и степей
Жизненная форма — полукустарники, кустарнички или кустарники, редко деревья
Листья — очередные, реже супротивные, цельные, вечнозеленые, без прилистников
Соцветия — ботрические: кисти, зонтики, щитки, редко одиночные цветки
Плоды — ценокарпии (ягода, костянка или коробочка)
Важнейшие роды — брусника (<i>Vaccinium</i>), рододендрон (<i>Rhododendron</i>), багульник (<i>Ledum</i>), клюква (<i>Oxycoccus</i>)

Жизненная форма — полукустарники, кустарнички или кустарники, редко деревья. Вересковые — обитатели кислых почв, склонны к образованию чистых зарослей. На корнях имеют особый тип микоризы. Грибные гифы образуют мощное скопление вокруг корней и способствуют расселению вересковых на кислых почвах. Листорасположение очередное, реже супротивное. Листья простые, цельные, вечнозеленые, без прилистников. Листья могут быть плоские, широкие, кожистые (как у брусники) и мелкие, линейные, с завернутыми внутрь краями и с бороздкой на нижней стороне, в которой расположены так называемые *эрикоидные* устьица, приспособленные к засушливым местообитаниям. Цветки обоеполые, правильные. Околоцветник двойной, 5(4-, 3-, 2-)-членный. Чашечка сростнолистная (иногда отдельная), часто остающаяся при плодах. Венчик спайно-, реже раздельнолепестной. Тычинок чаще всего 10, в двух кругах, причем наружные

тычинки противостоят чашелистикам. Число тычинок в два раза больше количества лепестков, и они часто имеют два рожковидных выроста и открывающиеся клапанами пыльники. Завязь верхняя или нижняя, из 5(4—10) сросшихся плодолистиков, чаще всего пятигнездная, с различным числом семязачатков. Столбик с головчатым рыльцем. Соцветия кистевидные, зонтиковидные и щитковидные. Плод — ягода (подсемейство брусничные), костянка или коробочка (подсемейства вересковые и рододендровые). Семена мелкие, с эндоспермом.

Среди вересковых отсутствуют травы, большинство видов Северного полушария — кустарнички (хамефиты). Есть довольно высокие кустарники и даже небольшие деревца, например *земляничное дерево* (*Arbutus andrachne*), произрастающее на южном побережье Крыма и Западном Кавказе. К роду *рододендрон* (*Rhododendron*) относится половина видов всего семейства; не менее 15 видов встречается в Карпатах, на Кавказе и в Сибири. К красивоцветущим кустарникам относится *рододендрон даурский* (*Rhododendron dauricum*), называемый багульником. У него многочисленные лиловые цветки появляются еще до появления листьев. Садовые декоративные *азалии* (*Azalia*) обильно цветут розовыми, лиловыми, красными и белыми цветами в прохладных оранжереях, что обуславливает практическое значение этого рода. В странах с мягкой, влажной зимой они могут выращиваться и в открытом грунте.



Рис 8.24. Семейство вересковые (А — подсемейство брусничные, Б — подсемейство вересковые):

А — клюква болотная (*Oxycoccus palustris*): 1 — плод; 2 — цветок; 3 — часть побега с плодами; 4 — общий вид растения; Б — багульник болотный (*Ledum palustre*): 5 — фрагмент побега с плодами; 6 — фрагмент побега с цветками; 7 — цветок

К растениям верховых сфагновых болот относятся: *багульник* (*Ledum palustre*) (рис. 8.24, Б), названный так из-за сильного запаха, обусловленного высокой концентрацией своеобразных эфирных масел (запах может вызвать даже головную боль); *мирт болотный* (*Chamaedaphne caliculata*); *голубика* (*Vaccinium uliginosum*); *клюква* (*Oxycoccus quadripetalus* и *O. microcarpus*).

Такие растения из подсемейства брусничные, как *клюква*, *брусника* (*Vaccinium vitis-idaea*) и *черника* (*Vaccinium myrtillus*), относятся к немногим дикорастущим плодово-ягодным растениям (рис. 8.24, А), которые имеют лечебное и хозяйственное значение и практически не поддаются культуре. Все эти виды в отличие от большинства вересковых обладают нижней завязью и потому иногда относятся к особому семейству.

В медицине используются листья и побеги *толокнянки* (*A. ursi*) в качестве мочегонного и дезинфицирующего средства, а также трава *багульника*, известная своим противокашлевым действием.

Порядок примуловые, или первоцветные — Primulales

Порядок включает 4 семейства, из которых наиболее известно одноименное семейство *примуловые* (*первоцветные*).

Семейство первоцветные — Primulaceae

Семейство объединяет 30 родов и около 1 000 видов, произрастающих в горных и умеренных районах Северного полушария.

Паспорт семейства
Количество родов — 30, видов — 1 000
Цветок — *Ca ₍₅₎ Co ₍₅₎ A ₅ G ₍₅₎ — первоцвет весенний (<i>Primula veris</i>)
Распространение — умеренные и субтропические районы, часто горы, редко тропики
Жизненная форма — многолетние и однолетние травы
Листья — очередные, простые супротивные или мутовчатые, без прилистников
Соцветия — зонтик, кистевидное или метельчатое
Плод — коробочка
Важнейшие роды — примула (<i>Primula</i>), вербейник (<i>Lysimachia</i>), цикламен (<i>Cyclamen</i>)

Жизненная форма — многолетние и однолетние травы, нередко розеточные или подушковидные. Листорасположение очередное, супротивное или мутовчатое. Листья простые, без прилистников. Цветки обоеполые, правильные: околоцветник двойной, чаще пятичленный. Чашечка сростнолистная, часто остающаяся. Венчик спайнолепестный, с более или менее длинной трубкой и отгибом, лепестки изредка почти свободные. Андроцей состоит из 5 тычинок, противостоящих лепесткам, свободных или прирастающих к трубке венчика, редко могут быть 5 стаминодий в виде пестушай. Завязь верхняя, одногнездная, со многими или несколькими семязачатками. Столбик один, с небольшим головчатым рыльцем. Соцветия ботрические: зонтики, кистевидные или метельчатые. Плод коробочка, вскрывающаяся зубчиками или створками. Семян много или несколько, с эндоспермом.

Род *примула*, или *первоцвет* (*Primula*), очень многочисленный, известно не менее 500 видов, особенно много их в горах. Это розеточные травы, по большей части с зонтиковидными соцветиями. Цветки примул окрашены в розовый, красный, оранжевый и желтый цвета. Желтую окраску цветков имеют *баранчики* (*P. veris*) — единственный вид, встречающийся в средней полосе европейской части России. У цветков примул хорошо выражена длинная трубка венчика, а у рода *вербейник* (*Lysimachia*) она часто практически отсутствует. Многие виды примул очень декоративны, поэтому их охотно разводят в садах. Часто встречаются в средней полосе России и некоторые виды вербейников, например *вербейник обыкновенный* (*Lysimachia vulgaris*) и *луговой чай*, или *вербейник монетчатый* (*L. nummularia*).

Известными декоративными видами являются представители рода *цикламен*, или *альпийская фиалка* (*Cyclamen*). *Цикламен персидский* (*C. persicum*) — одно из важнейших горшечных зимнецветущих растений европейских городов. Для первоцветных характерны секреторные клетки, содержащие фенолы и сапонины.

Порядок мальвоцветные — Malvales

Порядок объединяет 11 семейств, два из которых — *липовые* и *мальвовые* — произрастают в странах СНГ. Остальные семейства исключительно тропические и субтропические.

Семейство липовые — Tiliaceae

Семейство насчитывает 46 родов и более 450 видов, широко распространенных в тропиках и умеренных широтах Северного полушария.

<i>Паспорт семейства</i>	
Количество родов — 46, видов — 450	
Цветок — $*Ca_5Co_5A_{5+5+5+5}G_{(5)}$ — липа	
Распространение — тропики, умеренные широты Северного полушария	
Жизненная форма — деревья или кустарники, реже травы	
Листья — очередные, простые цельные или лопастные, с опадающими прилистниками	
Соцветия — цимбидные, многоцветковые	
Опыление — насекомыми	
Плоды — коробочка, односеменной орех	
Важнейший род — липа (<i>Tilia</i>)	

Жизненная форма — деревья или кустарники, реже — травы. Листорасположение очередное; листья с простой цельной или лопастной листовой пластинкой, с опадающими прилистниками. Цветки обоеполые, правильные, обычно белые или желтые, средних размеров. Околоцветник четырех-, пятичленный. Чашечка, как правило, раздельнолистная. Венчик раздельнолепестный. Тычинки, как правило, в большом числе, свободные или при основании соединены в 5—10 пучков, иногда — стаминодии. Гинецей ценокарпный, состоит из различного числа плодолистиков (2-, 5- или ∞). Завязь верхняя, двух- или многогнездная, обычно с несколькими семязачатками в гнезде. Рыльце простое, головчатое или лопастное. Соцветия часто цимбидные, многоцветковые.

Плод — коробочка или односеменной орех (у липы). Семена с эндоспермом.

В северной умеренной зоне семейство представлено только родом *липа* (*Tilia*) (рис. 8.25). Это крупные деревья, в зоне широколиственных лесов часто играющие роль лесообразующих пород. У всех видов широкие листья с сердцевидным основанием. Цветут липы обычно позднее большинства древесных пород, а их цветки очень богаты нектаром и являются прекрасным медоносом. Липовый мед считается одним из лучших. Он, как и цветки липы, из которых готовят отвар, обладает лекарственными свойствами, действуя как потогонное и жаропонижающее средство. Липовое лыко издавна используется для плетения рогож, изготовления мочалок.

Интересно, что *липу обыкновенную* (*T. cordata*) и более газоустойчивые виды липы — *широколистную* (*T. platyphyllos*) и *бегониелистную* (*T. begoniifolia*) — используют для озеленения улиц и

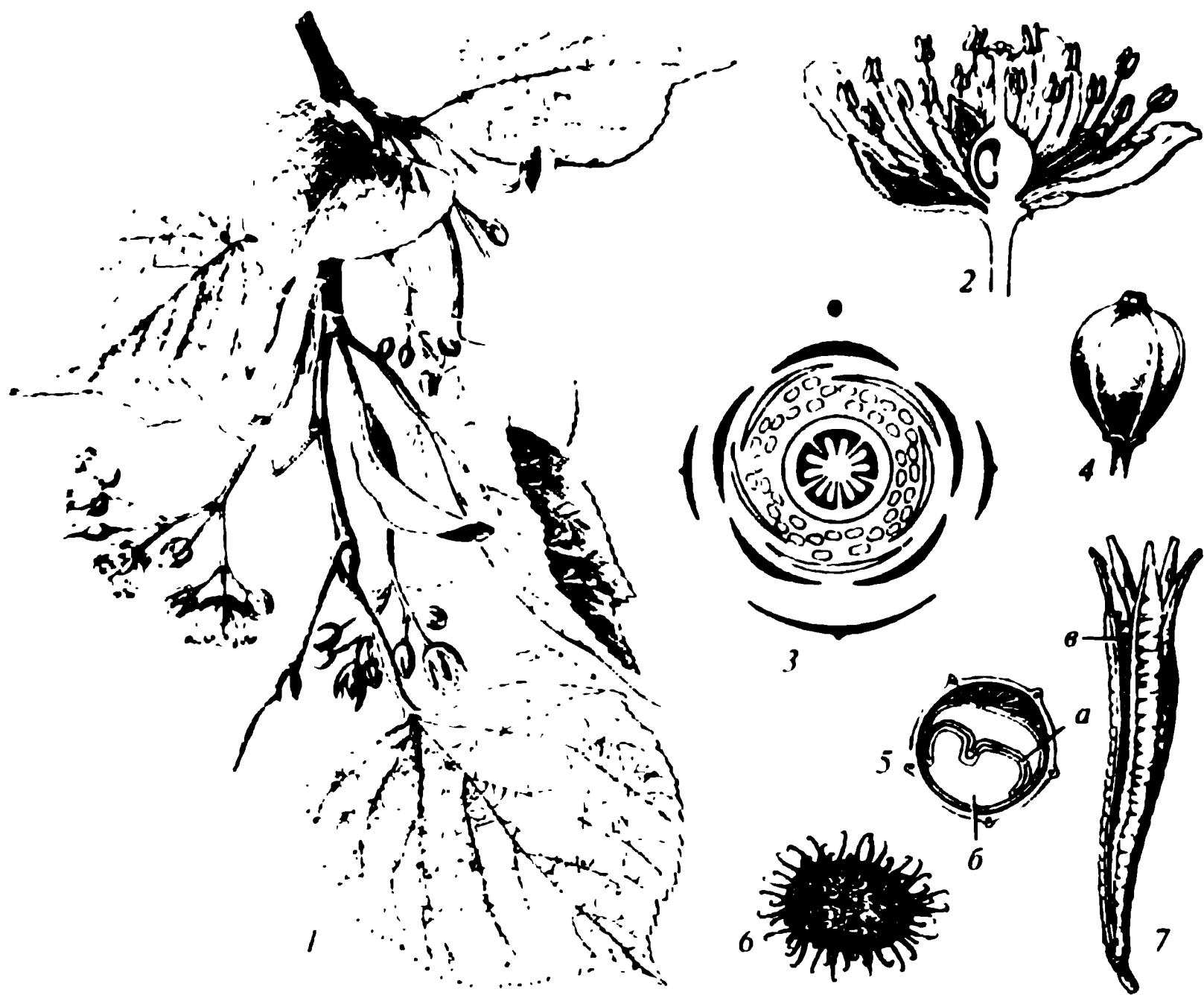


Рис. 8.25. Липовые:

1 — цветущая ветвь липы обыкновенной (*Tilia cordata*); 2, 3 — цветок в продольном разрезе и его диаграмма (липа широколистная — *T. platyphyllos*); 4, 5 — целый плод и его поперечный срез соответственно, видно единственное семя, развивающееся в одном из пяти плодолистиков: а — зародыш, б — эндосперм (липа ранняя — *T. praecox*); 6 — плод (триумфетта — *T. rhomboidea*); 7 — вскрывающаяся коробочка (в — семена) джута (*Corchorus olitorius*)

парков. К этому семейству относятся также виды рода *джут* (*Corchorus*), представленные травами и полукустарниками, некоторые виды — важнейшие волокнистые растения. Из волокон джута изготавливают мешки, веревки, сети. Основные районы выращивания джута находятся в Восточной Индии.

Семейство мальвовые — *Malvaceae*

Семейство насчитывает около 85 родов и более 1 500 видов, произрастают в основном в тропиках и субтропиках, сравнительно немногие — в умеренных областях.

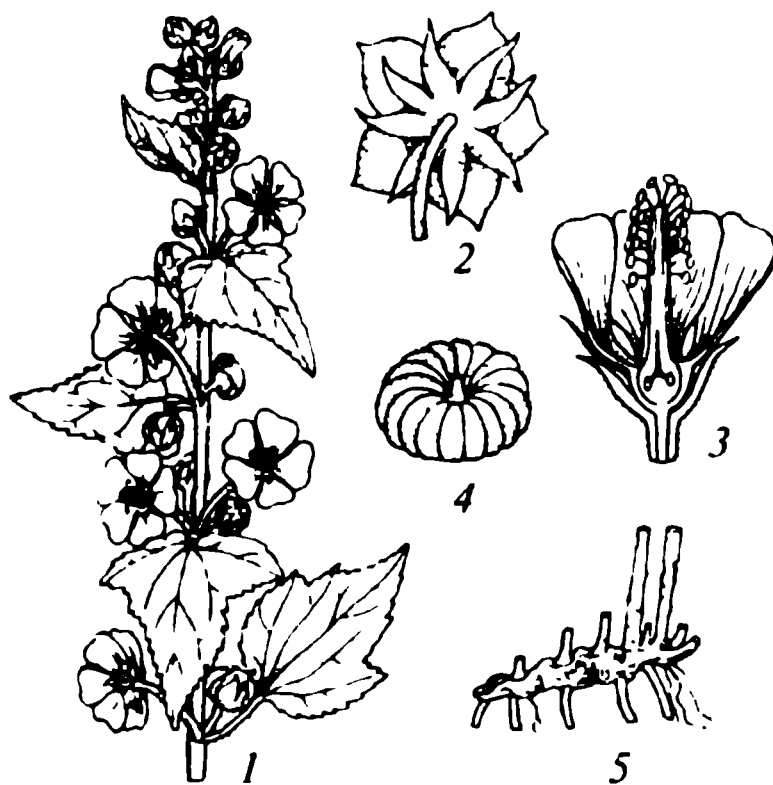
<i>Паспорт семейства</i>	
Количество родов — 85, видов — 1 500	
Цветок — $*Ca_{3+(5)}Co_5A_{(\infty)}G_{(\infty)}$ — <i>мальва лесная</i> ; $*Ca_{6+(5)}Co_5A_{0+5 \times 5}G_{(\infty)}$ — <i>алтей</i>	
Распространение — <i>широкое, особенно в тропиках и саваннах</i>	
Жизненная форма — <i>травы, кустарники или деревья</i>	
Листья — <i>простые лопастные, пальчатораздельные, реже цельные, с прилистниками</i>	
Соцветия — <i>цимозные</i>	
Опыление — <i>насекомоопыляемые; в тропиках — мелкими птицами</i>	
Плод — <i>коробочка</i>	
Важнейшие роды — <i>алтей (Althaea), хлопчатник (Gossypium)</i>	

Жизненная форма — травы, кустарники или деревья. Листорасположение очередное; листья простые лопастные, пальчатораздельные, реже цельные, с прилистниками. Цветки обоеполые, правильные, крупные или средних размеров, часто ярко окрашенные, одиночные или в тирсоидных соцветиях. Околоцветник двойной, пятичленный. Чашечка раздельно- или сrostнолистная, часто с подчашием, из 3—5, реже 2 чашелистиков. Подчашие мальвовых похоже на подчашие розоцветных, но природа их различна. Венчик из 5 свободных лепестков или сросшихся при основании. Тычинки в большом числе, срастающиеся в трубку, прирастающую при основании к лепесткам. Пыльники двухгнездные, часто некоторые из них превращены в стаминодии. Гинецей ценокарпный из 5 или большего числа плодолистиков. Завязь верхняя, пяти- или многогнездная, с одним или несколькими семязачатками. Плод — коробочка (хлопчатник, гибискус). У многих мальвовых (например, мальва, алтей) (рис. 32 цв. вкл.) плод при созревании распадается на отдельные плодики-мерикарпии с различными приспособлениями к зоохории. Это можно обнаружить после прогулки по лесу, вынося на себе множество цепких плодиков мальвовых. Семена с эндоспермом. Пыльцевые зерна крупные, покрытые шипиками, иногда имеются звездчатые и многоярусные волоски. В коре и сердцевине присутствуют слизевые клетки.

Цветки мальвовых, как правило, крупные и яркие. Такими цветками обладает мальва (научное название *алтей розовый* — *Althaea rosea*), которую часто разводят в наших садах и палисадниках, особенно в сельской местности. Корень *алтея лекарственного* (*A. officinalis*) (рис. 8.26) используют в качестве отхаркивающего, смягчительного и противовоспалительного средства.

Рис. 8.26. Мальвовые. Алтей лекарственный (*Althaea officinalis*):

1 — часть побега; 2 — чашечка с подчашием; 3 — цветок (продольный разрез); 4 — плод; 5 — корневище



Излюбленные цветы в тропических странах — *гибискусы* — представители крупного рода *Hibiscus*. Выведено много культурных сортов, цветки некоторых из них достигают 20 см в диаметре.

К мальвовым относится одно из важнейших растений мирового хозяйства — *хлопчатник* (*Gossypium*). Хлопчатник — сырье для текстильной промышленности; в качестве пряжи используются волоски семян, заполняющих коробочку. Волоски состоят из чистой целлюлозы, покрытой сверху кутином. При удалении последнего получают настоящую гигроскопическую вату. Из семян добывают ценное хлопковое масло. Дикорастущие тропические виды хлопчатника — кустарники. Культурные сорта (хлопчатник обыкновенный — *G. hirsutum*) используются как однолетники. Хлопчатник имеет глубокопальчато-лопастные листья, желтые цветы и плоды-коробочки с большим количеством семян. В мировом производстве волокна доля хлопка составляет более 50 %. Наибольшие площади заняты хлопком в Индии, Египте, США, Узбекистане.

Как волокнистое растение издавна культивируют и *кенаф* (*Hibiscus cannabinus*). Из его стеблей получают волокно высокого качества. Центр культуры этого растения — Индия. Его разводят в некоторых районах Средней Азии и Казахстана.

Порядок крапивоцветные — Urticales

Порядок объединяет 5 семейств, из которых рассмотрим собственно *крапивные*.

Семейство крапивные — Urticaceae

В семействе около 45 родов и свыше 850 видов, широко распространенных по всему земному шару, но главным образом в тропиках и горных влажных субтропических лесах, немногие виды — в странах умеренного климата.

<i>Паспорт семейства</i>
Количество родов — 45, видов — 850
Цветок — *♂ P ₍₄₎ A ₄ G ₀ ; *♀ P ₍₄₎ A ₀ G ₍₂₎ — крапива двудомная (<i>Urtica dioica</i>)
Распространение — повсеместно, но главным образом тропики и субтропики
Жизненная форма — травы, реже кустарники или небольшие деревья
Листья — супротивные или очередные; часто, но не всегда с прилистниками
Соцветия — сережковидные, метельчатые, головчатые, в основе которых лежат тирсы
Опыление — ветроопыляемые
Плоды — псевдомонокарпии (орех, часто очень мелкий, или семянка)
Важнейший род — крапива (<i>Urtica</i>)

Жизненная форма — травы, реже кустарники или небольшие деревья. Листья простые, с накрест супротивным или очередным листорасположением; часто, но не всегда с прилистниками. Характерны цистолиты и длинные лубяные волокна. Цветки обычно раздельнополые, мелкие, с простым невзрачным околоцветником из 4—5 свободных или сросшихся листочков. Тычинок столько же, сколько листочков околоцветника, противостоящих им. Гинецей из двух сросшихся плодолистиков. Завязь верхняя, одногнездная, с одним семязачатком. Столбик тоже один, заканчивающийся различным числом рылец. Цветки в цимозных соцветиях: сережковидные, метельчатые, головчатые, в основе которых лежат тирсы. Плоды псевдомонокарпные — орех, часто очень мелкий, или семянка. Семена с эндоспермом. У многих плоды распространяются животными (зоохория), но и вегетативное размножение имеет не меньшее значение.

Из рода *крапива* (*Urtica*), все 30—35 видов которого обладают жгучими эмергенцами, наиболее известны однодомная *крапива жгучая* (*U. urens*) и *крапива двудомная* (*U. dioica*) (рис. 8.27). Двудомная крапива — высокое многолетнее растение, быстро распространяющееся с помощью корневищ, живущая как сорное растение вблизи жилья человека. Крапива двудомная — типичный нитрофил, так как обитает на почвах с повышенным содержанием азота. Жгучий эмергенец имеет колбовидное основание и крючок на верхушке, под которым клеточные стенки окремневевают и становятся чрезвычайно ломкими. При соприкосновении верхушка эмергенца отламывается, острые осколки проникают в кожу и клеточный сок вводится в ранку. В клеточном соке обнаружены гистамин орекохолин, различные органические кислоты (в том числе муравьиная кислота) и их соли. Не менее жгучи и другие виды крапи-



Рис. 8.27. Крапивные. Крапива двудомная (*Urtica dioica*):

1 — часть мужского растения; 2 — мужской цветок; 3 — продольный разрез женского цветка; 4 — диаграмма мужского цветка; 5 — диаграмма женского цветка

вы, в том числе *крапива коноплелистная* (*U. cannabina*) с листьями, напоминающими коноплю. Ожоги некоторых тропических видов рода *лапортея* (*Laportea*) оставляют болевые ощущения в течение нескольких месяцев. Однако некоторые крапивные не обладают жгучими волосками, например род *пиля* (*Pilea*). Виды этого рода часто культивируются как комнатные декоративные растения.

Важнейшее полезное растение семейства — *рами*, или *крапива китайская* (*Boehmeria nivea*), — волокнистое растение родом из Китая. Рами — высокая трава с мощной корневой системой. Из длинных волокон делают ткани исключительно высокого качества и высшие сорта бумаги (например, для денежных знаков).

Крапива двудомная — известное лекарственное растение, богатое витаминами, в основном А, С, и флавоноидами. Ее молодые листья используют для приготовления салатов и супов, а в сушеном виде применяют в медицине как кровоостанавливающее средство.

Порядок молочайные — Euphorbiales

К порядку относятся 4 семейства, важнейшее из которых семейство собственно *молочайные*.

Семейство молочайные — Euphorbiaceae

Молочайные — огромное семейство, включающее не менее 300 родов и 7 500 видов. К молочайным относятся несколько очень больших родов, представители которых произрастают в тропиках, например *филлантус* (*Phyllanthus*) и *кромон* (*Croton*); оба рода насчитывают по 750 видов каждый. В странах умеренного климата Северного полушария число молочайных заметно уменьшается. Род *молочай* (*Euphorbia*) (рис. 8.28), представленный примерно 2 000 видами, распространен по всему миру.

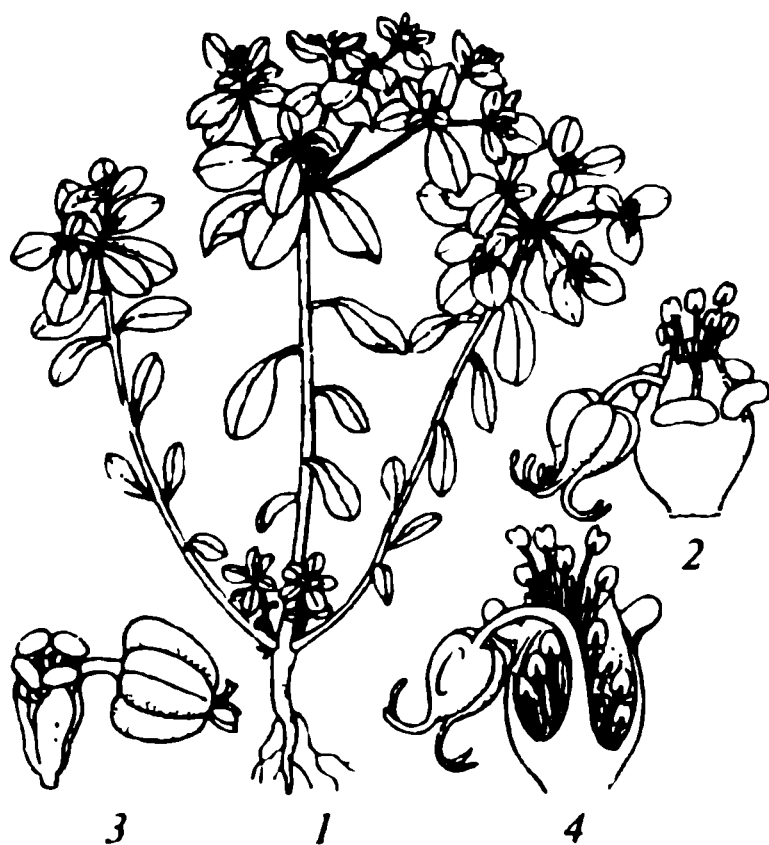
<i>Паспорт семейства</i>
Количество родов — 300, видов — 7 500
Цветок — *♂ P ₀ A ₁ G ₀ ; *♀ P ₀ A ₀ G ₍₃₎ — <i>молочай-солнцегляд</i> (<i>Euphorbia helioscopia</i>)
Распространение — <i>повсеместно, кроме приполярных тундр</i>
Жизненная форма — <i>деревья, кустарники, травы, суккуленты кактусовидные, водные формы</i>
Листья — <i>простые или пальчатосложные, с прилистниками, очередные, редко супротивные или мутовчатые</i>
Соцветия — <i>тирсы, плейохазии</i>
Опыление — <i>насекомоопыляемые</i>
Плод — <i>ценокарпий (дробная коробочка, или регма)</i>
Важнейший род — <i>молочай (Euphorbia)</i>

Жизненные формы молочайных чрезвычайно разнообразны: высокие деревья, кустарники, лианы, похожие на кактусы стеблевые суккуленты, водные растения и травы. Латекс (млечный сок) встречается примерно у трети представителей семейства и нередко ядовит. Он накапливается в нечленистых или членистых млечниках, отдельных клетках или мешках, локализующихся во всех частях растений.

Листья молочайных простые или пальчатосложные, с прилистниками. Листорасположение очередное или супротивное. Цветки всегда раздельнополые, актиноморфные, лишены околоцветника, но у ряда других представителей семейства околоцветник имеется

Рис. 8.28. Молочайные. Молочай-солнцегляд (*Euphorbia helioscopia*):

1 — общий вид; 2 — циатий; 3 — плод; 4 — циатий в разрезе



и иногда даже двойной, пятичленный. Число тычинок в мужском цветке варьирует от одной до неопределенного количества. Нити тычинок свободные или сросшиеся различным образом. Гинецей женского цветка ценокарпный, сросшийся из 3 плодолистиков. Завязь трехгнездная, в каждом из гнезд содержится по одному семязачатку. Столбиков 3, свободных или в той или иной степени сросшихся, у каждого столбика может быть несколько рылец. Цветки обычно собраны в тирсы, но очень специализированные. Парциальные соцветия получили название циатиев (греч. *киатос* — чаша). Циатий представляет собой собрание нескольких мужских цветков вокруг одного женского в центре. Мужской цветок при этом состоит из одной тычинки, а женский — из пестика.

Плод ценокарпный — трехорешек, так называемая регма, по своим морфологическим особенностям близкий к дробной коробочке. При созревании такой плод распадается на три части, отрывающиеся от центральной колонки и вскрывающиеся двумя створками. В одних случаях плод, подсыхая, может разбрасывать семена, в других он становится сочным, напоминая ягоду. Например, съедобный ягодообразный плод у *филлантуса кислого* (*Phyllanthus acidus*). Семена обычно довольно крупные, с обильным эндоспермом.

Молочайные богаты различными продуктами вторичного метаболизма, которые накапливаются в латексе: тритерпеноиды, антрахиноны, сапонины, алкалоиды разных типов. Семена нередко содержат значительное количество жирного масла.

Практическое значение для человека имеет несколько видов этого семейства. Важнейшее растение — *гевея бразильская*, или *каучуковое дерево* (*Hevea brasiliensis*). Из латекса гевеи получают каучук. Родина гевеи — Южная Америка. Корнеклубни *маниока*, или *кассава* (*Manihot esculenta*), содержат крахмал и используются в тропиках аналогично картофелю. Семена видов *тунга* (*Aleurites*) дают высококачественное масло, используемое в технике и лакокрасочной промышленности. Из семян клещевины (*Ricinus communis*) получают касторовое масло, обладающее сильным сла-

бительным эффектом. Кроме масел семена этого семейства содержат очень ядовитые белковые соединения — лектины; даже одно съеденное семя может вызвать тяжелые последствия. В условиях средней полосы России клещевина может выращиваться как однолетник, а в тропиках имеет вид дерева высотой несколько метров.

ПОДКЛАСС РОЗИДЫ — ROSIDAE

Подкласс включает 40 порядков, 160 семейств, 2 800 родов, 55 000 видов.

Порядок камнеломковые — Saxifragales

Порядок объединяет 9 семейств, из которых рассмотрим семейства *камнеломковые* и *крыжовниковые*.

Семейство камнеломковые — Saxifragaceae

Семейство насчитывает 30 родов и около 600 видов, распространенных в холодных и умеренных областях Северного и Южного полушарий. Встречаются также в высокогорьях тропических и субтропических зон.

<i>Паспорт семейства</i>
Количество родов — 30, видов — 600
Цветок — *Ca ₍₅₎ Co ₅ A ₅ G ₍₅₎
Распространение — <i>холодные и умеренные зоны Северного и Южного полушарий</i>
Жизненная форма — <i>травы</i>
Листья — <i>простые, листорасположение очередное</i>
Соцветия — <i>цимозные, разного типа</i>
Плод — <i>коробочка</i>
Важнейший род — <i>бадан (Bergenia)</i>

Жизненная форма — травы, образующие подушковидные куртинки в определенных климатических условиях. Листья простые цельные; листорасположение очередное. Цветки обоеполые или, очень редко, однополые, одиночные или собраны в различного типа цимоидные соцветия. Цветки чаще актиноморфные, реже зигоморфные. Околоцветник обычно двойной, пятичленный. Андроей из 5—10 свободных тычинок. Гинецей может быть апокарпным или ценокарпным, из 2—5 плодолистиков. Завязь верхняя, полунижняя или нижняя. Плод — коробочка, раскрывающаяся по перегородкам.

Типичные представители камнеломковых, встречающиеся почти на всей территории России, — невысокие влаголюбивые травы — *камнеломка болотная* (*Saxifraga hirculus*) и *селезеночник обыкновенный* (*Chrysosplenium alternifolium*). Камнеломковые играют заметную роль в растительном покрове высокогорий. Нередко они поселяются на осыпях, галечниках или в трещинах скал. Подобно толстянковым, камнеломковые активно размножаются вегетативно, за счет выводковых почек, столонов и корневых отпрысков. Многие виды камнеломковых культивируют, они совершенно незаменимы при создании каменистых садов и альпийских горок.

На юге Сибири широко распространен *бадан толстолистный* (*Bergenia crassifolia*). Его листья и корневища содержат до 27 % таннидов и широко используются в медицине. Перезимовавшие потемневшие листья могут служить заменителем чая. У ряда представителей камнеломковых найдены сапонины.

Семейство крыжовниковые — Grossulariaceae

Семейство представлено одним очень полиморфным родом — *смородина* (*Ribes*), часть видов которого иногда выделяют в самостоятельный род *крыжовник* (*Grossularia*). В семействе насчитывают около 150 видов, встречающихся в умеренных зонах Евразии.

<i>Паспорт семейства</i>
Количество родов — 1, видов — 150
Цветок — $*C_{(5)}\overline{C}_{(5)}A_5\overline{G}_{(2)}$ — <i>крыжовник</i>
Распространение — в умеренных зонах Евразии
Жизненная форма — кустарники
Листья — простые расчлененные
Соцветия — пазушная кисть
Плод — ягода
Важнейший род — <i>смородина</i> (<i>Ribes</i>)

Жизненная форма — кустарники. Листья простые, листорасположение очередное. Цветки по строению очень сходны с камнеломковыми: чашелистики срастаются основаниями в трубку, а лепестки сильно редуцированы. Андроей из 5 тычинок, чередующихся с лепестками. Гинецей ценокарпный, состоящий из 2 сросшихся плодолистиков, завязь нижняя. Плод — сочная ягода. Соцветия — пазушные кисти.

Многие представители семейства широко выращиваются как ягодные культуры. *Крыжовник обыкновенный* (*Grossularia reclinata*)

отличается от настоящих смородин колючими побегами и опушенными ягодами; различные сорта ягод являются сырьем для пищевой промышленности. Хорошо известны сорта *черной смородины* (*R. nigrum*), *смородины красной* (*R. rubrum*), *с. колосистой* (*R. spicatum*) и *с. кислой* (*R. acidum*). Листья черной смородины используются в качестве специй (например, при засолке грибов и огурцов); плоды содержат значительное количество аскорбиновой кислоты и используются (помимо других целей) в медицине как составная часть различных поливитаминных сборов.

Порядок розоцветные — Rosales

Порядок насчитывает 3 семейства, из которых рассмотрим одно, большое по численности и важности, — *розоцветные*.

Семейство розоцветные, или розанные — Rosaceae

Семейство насчитывает около 100 родов и не менее 3 000 видов почти по всему земному шару, но преимущественно в Северном полушарии — от субтропиков до Арктики.

Признак	Подсемейства			
	спирейные (Spiraeoideae)	розовые (Rosoidae)	яблоневые (Maloidae)	сливовые (Prunonoidae)
Гине-цей	Апокарпный	Апокарпный, редко моно-карпный	Ценокарп-ный	Монокарп-ный
Число пло-до-листи-ков в гинецее	(1) 5 — 8	∞ (редко 1)	2 — 5	1
Завязь	Верхняя	Верхняя	Нижняя	Верхняя
Под-чашие	Отсутствует	Часто у трав	Отсутствует	Отсутствует
Тип плода	Многолис-товка, иногда сочная	Многоорешек, многокостян-ка, земляни-чина, цинаро-дий	Яблоко	Однокос-тянка
Соцве-тие	Метелка, щиток, зонтик	Кисть, щиток, цимозные	Зонтик, щиток	Зонтик, одиночные
Форму-ла цвет-ка	*Ca ₅ Co ₅ A _∞ G ₅	*Ca ₅ Co ₅ A _∞ G _∞ *Ca ₅₊₅ Co ₅ A _∞ G _∞ *Ca ₄₊₄ Co ₄ A _∞ G _∞	*Ca ₅ Co ₅ A _∞ G ₍₃₋₅₎	*Ca ₅ Co ₅ A _∞ G ₁

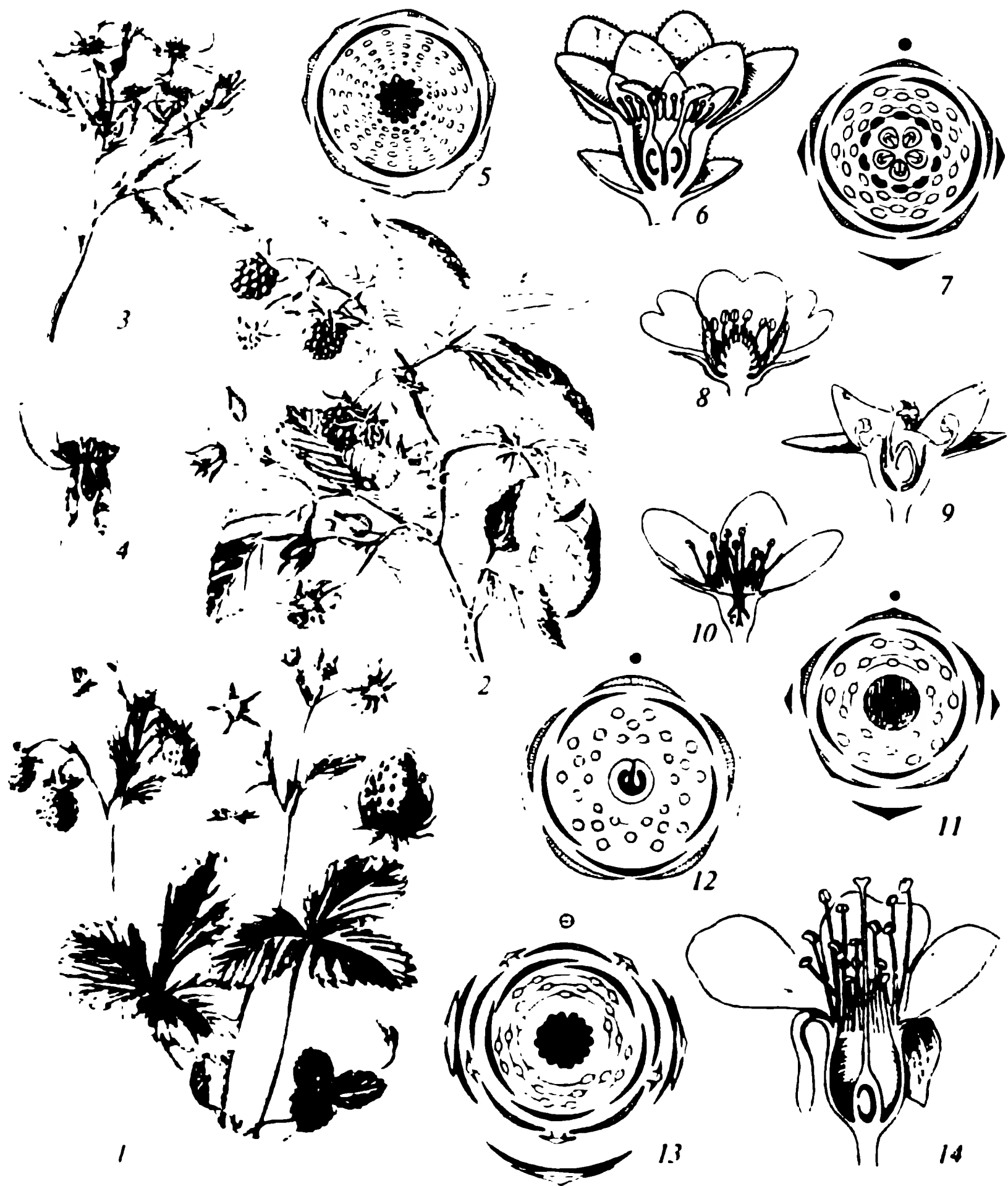


Рис. 8.29. Розоцветные:

1 — земляника (*Fragaria vesca*), 2 — малина (*Rubus idaeus*); 3 — шиповник коричный (*Rosa majalis*), 4, 5 — шиповник собачий (*R. canina*), разрез цветка и диаграмма, 6, 7 — спирея (*Spirea cantoniensis*), разрез цветка и диаграмма; 8 — лапчатка (*Potentilla erecta*), разрез цветка, 9 — манжетка (*Alchemilla*), разрез цветка, 10, 11 — груша (*Pyrus communis*), разрез цветка и диаграмма, 12 — черешня (*Cerasus avium*) диаграмма цветка; 13 — сабельник (*Comarum palustre*), диаграмма цветка, 14 — слива (*Prunus*), разрез цветка.

Жизненные формы очень разнообразны: вечнозеленые и листопадные деревья, кустарники, полукустарники, многолетние и однолетние травы. Листорасположение — очередное или, очень

редко, супротивное. Листья простые или сложные, снабженные прилистниками, свободными или прирастающими к черешку, реже — без прилистников. Цветки одиночные или собранные в соцветия различных типов, обычно энтомофильные, актиноморфные, циклические, обоеполые, часто с хорошо развитым гипантием — плоским, вогнутым или бокаловидным. Околоцветник двойной, венчик редко редуцирован. Чашелистиков и лепестков обычно по 5, реже 4. Чашечка часто с подчашием, образующим как бы наружный круг чашелистиков. Тычинок в 2—4 раза больше, чем лепестков, и они расположены в несколько кругов; реже их число равно числу лепестков или чашелистиков. Гинецей апокарпный или ценокарпный, число плодолистиков либо неопределенное, либо строго фиксированное; иногда плодолистик всего один (монокарпный гинецей). Завязь верхняя или нижняя. Плоды очень разнообразны: многолистовка, многоорешек, многокостянка, костянка, яблоко, редко коробочка. Семена без эндосперма или лишь с остаточным эндоспермом.

По строению цветка и плода семейство четко делится на 4 подсемейства (рис. 8.29) — *спирейные, розовые, яблоневые, сливовые*.

Подсемейство спирейные — *Spiraeoideae*

Кустарники и многолетние травы. Гинецей апокарпный, обычно из 2—5 плодолистиков. Завязь верхняя, гипантий чашевидный. Семязачатки многочисленные. Плод — многолистовка (иногда сочная), редко коробочка.

Род спирея (Spiraea) (рис. 33 цв. вкл.). Кустарники с простыми листьями, без прилистников. Цветки обычно белые или розовые, в метельчатых, щитковидных или зонтиковидных соцветиях. Плод — многолистовка. Многие виды культивируются как декоративные растения.

Подсемейство розовые — *Rosoidae*

Гинецей апокарпный из нескольких либо многих свободных плодолистиков, завязь верхняя. Плод — многоорешек либо многокостянка.

Род малина (Rubus). Кустарники, кустарнички и многолетники. Плод — многокостянка. Наиболее известный вид — *малина обыкновенная*, или *красная (R. idaeus)* — ценное пищевое и лекарственное растение. Плоды содержат значительное количество салициловой кислоты, что обуславливает их потогонное и жаропонижающее действие при простудных заболеваниях. *Ежевика (R. caesius)* и ряд близких видов отличаются сине-черными или черными плодами, более плотными, чем у малины.

Род лапчатка (Potentilla). Очень широко распространена по лугам, пустырям, дорогам *лапчатка гусиная (P. anserina)* с длинны-

ми ползучими побегами, простыми, непарноперистыми листьями и довольно крупными одиночными ярко-желтыми цветками, у которых чашечка с подчашием. Повсеместно на сухих лугах и в светлых лесах растет *лапчатка серебристая* (*P. argentea*) с пальчатыми листьями, серебристо-опушенными и мелкими светло-желтыми цветками в рыхлых соцветиях. *Калган*, или *лапчатка прямостоячая* (*P. erecta*), отличается 4-членным околоцветником, чашечкой с подчашием ($*Ca_{4-4}Co_4A_{\infty}G_{\infty}$), тройчатыми сидячими стеблевыми листьями и толстым корневищем, используемым в медицине при простудных и желудочно-кишечных заболеваниях.

Род земляника (Fragaria). Цветки 5-членные, чашечка с подчашием. Плод — земляничина, или фрага, вегетативное размножение длинными ползучими побегами — усами. В лесах, на полянах, опушках, лугах произрастает обыкновенная *земляника лесная* (*F. vesca*) (рис. 34 цв. вкл.), а в степях и на остепненных лугах — *земляника зеленая* (*F. viridis*). В качестве пищевого растения культивируется *земляника ананасная* (*F. ananassa*). Плоды земляники содержат яблочную, лимонную, хинные кислоты, витамин С, железо и фосфор, обеспечивающие ее лечебно-диетические свойства.

Земляника стала спасительницей Карла Линнея. Великий ученый тяжело заболел подагрой и от неминуемой смерти был спасен земляникой лесной (Fragaria vesca). Линней ел ягоды в течение всего периода ее плодоношения

Род гравилат (Geum). Многолетние травы, прикорневые листья ланцетно-перистые, цветки 5-членные, чашечка с подчашием. Соцветия цимозные. Плод — многоорешек с приспособлением к эпизоохории.

Род шиповник, или роза (Rosa). Известно 250 видов в странах умеренного и теплого климата Северного полушария и в горах тропиков. В цветке имеется вогнутое цветоложе, образующее гипантий, внутри которого — многочисленные свободные пестики с длинными стилодиями. Плод — *цинарродий*: многоорешек, окруженный кожисто-мясистым и окрашенным гипантием.

Шиповник является ценным витаминным сырьем, так как содержит большое количество витамина С, а также витамины В₂, К, каротин (провитамин А), яблочную и лимонную кислоты. Такие красноцветковые виды, как *ш. морщинистый* (*R. rugosa*), *ш. коричный* (*R. cinnamomea*), являются источником витамина С. Из дикорастущих видов наиболее широко известен *шиповник майский* (*R. majalis*), а в культуре — *шиповник собачий* (*R. canina*). Сгущенный водный экстракт шиповника с сахаром (холокас) используется как жегонный препарат. Ценнейшее розовое масло, используемое в косметике, парфюмерии и медицине, получают из лепестков *дамасской розы* (*R. damascena*). Шиповниковое масло,

получаемое из плодов (орешков) шиповника, применяют при ожогах кожи.

В медицине применяют также *кровохлебку лекарственную* (*Sanguisorba officinalis*). В качестве сырья используют корневища и корни, содержащие в основном дубильные вещества, а также флавоноиды и тритерпеноиды. Применяют отвар как вяжущее средство при заболеваниях желудочно-кишечного тракта и в гинекологии.

Подсемейство яблоневые — *Maloideae*, или *Pomoideae*

Гинецей синкарпный из 2—5 плодолистиков. Завязь нижняя; завязь и плоды пятигнездные, в каждом гнезде развивается по два семени. Соцветие зонтиковидное. Плод — яблоко.

Род яблоня (Malus). Деревья, реже кустарники. Культурные сорта — в основном гибриды, большинство которых объединяется под названием *яблоня домашняя (M. domestica)*. В диком виде распространена *яблоня лесная (M. sylvestris)*.

Род рябина (Sorbus). Деревья или кустарники с простыми или сложными листьями. Соцветия щитковидные. Плодолистиков от 2 до 5, чаще всего 3. Плоды — несколько мучнистые яблоки белого, желтого, красного или черного цвета. Наиболее распространена *рябина обыкновенная (S. aucuparia)*, встречающаяся в диком виде и широко культивируемая как ценное плодовое растение: плоды содержат много витаминов, сахаров, кислот, пектиновых веществ. Используется в пищевой промышленности для приготовления пастил, желе и в качестве настоек при авитаминозе.

Род боярышник (Crataegus) (рис. 35 цв. вкл.). Деревья или кустарники, часто с видоизмененными пазушными побегами в прочные колючки. Плод — яблоко с 1—5 костянками. Многие виды культивируются как декоративные (особенно для живых изгородей) и плодовые (реже) растения, поскольку содержат в плодах большое количество витаминов и сахаров. В медицинской практике широко применяются при сердечно-сосудистых заболеваниях.

К подсемейству *Maloideae* из плодовых растений относятся также *черноплодная рябина (Aronia melanocarpa)*, *айва продолговатая (Cydonia oblonga)*, *ирга (виды рода Amelanchier)*.

Подсемейство сливовые — *Prunoideae*

Гипантий чашевидный или трубчато-колокольчатый. Гинецей монокарпный. Плод — костянка с деревянистыми внутренними, сочными средними и кожистыми наружными слоями околоплодника.

Род слива (Prunus). Деревья или кустарники. Цветки одиночные или в немногочетковых пучках. Перикарпий сочный. Косточка сплюснута с боков. *Слива домашняя (P. domestica)* — ценная культивируемая косточковая порода, в диком виде неизвестна. Широко распространен колючий кустарник *терн (P. spinosa)* с шаровидными сине-черными плодами, а на Кавказе и в Средней Азии — *альча (P. divaricata)*, с плодами от желтых оттенков до вишнево-красных.

Род вишня (Cerasus). Кустарники или деревья. Цветки в зонтико-видных или кистевидных соцветиях. Перикарпий сочный. Косточка шаровидная или яйцевидная. *Вишня обыкновенная (C. vulgaris)* — одна из важнейших косточковых культур в России; в диком виде неизвестна. *Черешня (C. avium)* дико растет на Кавказе и широко культивируется.

Род черемуха (Padus). Деревья и кустарники с соцветиями — кистями. Перикарпий сочный. Косточка некрупная, шаровидная. *Черемуха обыкновенная (P. racemosa)* — дерево с терпкими, но съедобными плодами, применяемыми в медицине в качестве вяжущего средства при диарее. Используются также в гомеопатии. Основными действующими веществами являются конденсированные таннины.

Род миндаль (Amygdalus). Кустарники или деревья. В диком виде встречаются в Средней Азии, Закавказье. Плод — костянка с кожистым мезокарпием. *Миндаль обыкновенный (A. communis)* — ценная орехоплодная культура. Миндаль культивируется из-за съедобных семян, содержащих много масла и белка. Жирные и эфирные масла используются в пищевой, парфюмерной, медицинской промышленности. Из семян ранее готовили эмульсию, применяемую как лечебно-косметическое средство для смягчения кожи. В степях обычно встречается низкорослый кустарник *миндаль низкий*, или *бобовник (A. nana)*, с несъедобными плодами.

Порядок бобовые — Leguminosae, или Fabales

Порядок содержит одно семейство — *бобовые (мотыльковые)*.

Семейство бобовые, или мотыльковые, — Fabaceae, или Leguminosae

Очень многочисленное семейство, насчитывающее около 650 родов и 17 000 видов по всему миру.

Семейство подразделяют на три подсемейства — *мотыльковые*, *мимозовые*, *цезальпиниевые*. Некоторые систематики рассматривают эти подсемейства как самостоятельные семейства.

<i>Паспорт семейства</i>
Количество родов — 650, видов — 17 000
Цветок — $\uparrow \text{Ca}_{(5)}\text{Co}_{1,2,(2)}\text{A}_{(9),1}$ или (10), или 10 G_1
Распространение — <i>повсеместно</i>
Жизненная форма — <i>деревья, кустарники, травы</i>
Листья — <i>сложные: непарноперистые, тройчатые, пальчатые с прилистниками, очередные</i>
Соцветия — <i>ботрические: кисти, метелки, головки или одиночные</i>
Опыление — <i>насекомоопыляемые, самоопыление</i>
Плоды — <i>боб, бобик</i>
Важнейшие роды — <i>астрагал (Astragalus), фасоль (Phaseolus), горох (Pisum), соя (Glucine)</i>

Жизненная форма — травы, кустарники или деревья. Листорасположение очередное; листья сложные: непарноперистые, тройчатые, иногда пальчатые с прилистниками. У многих растений (вика, чина, горох) на месте последнего листочка развивается в усик, так как это лазающие или цепляющиеся растения. Цветки обоеполые, зигоморфные, с двойным околоцветником. Чашечка сростнолистная, пяти-, четырехзубчатая, иногда двугубая. Венчик «мотыльковый», состоит из флага (или паруса), двух крыльев (или весел) и лодочки, образованной двумя сросшимися лепестками и охватывающей тычинки и пестик. Тычинок чаще всего 10, из которых 9 срастаются тычиночными нитями, а одна свободная — двубрадственный андроцей; иногда срастаются все 10 тычинок — однобрадственный, редко все 10 тычинок свободные. Такое своеобразное строение венчика и андроеца является приспособлением к опылению перепончатокрылыми насекомыми. Парус является посадочной площадкой, например для шмеля. Под его тяжестью весла вместе с лодочкой опускаются, обнажая нижнюю часть тычиночной трубки, заключающей в себе пестик, тем самым облегчая доступ к нектару, который выделяется у основания пестика. У многих мотыльковых существует и самоопыление. Гинецей монокарпный, из одного плодолистика. Завязь верхняя одногнездная, с несколькими или многими семязачатками вдоль брюшного шва. Плод — боб. Семена часто с очень твердой семенной кожурой.

У многих мотыльковых корневая система представлена мощно развитым стержневым корнем, иногда достигающим колоссальной глубины (до 20 м), например у пустынной верблюжьей колючки (*Alhagi*), что позволяет ей добывать воду с таких глубин. На корнях поселяются бактерии из рода *ризобиум* (*Rhizobium* sp.), об-

ладающие способностью использовать азот атмосферы для синтеза белков. В результате внедрения бактерий первичная кора корня разрастается, образуя клубеньки, поэтому эти бактерии называются *клубеньковыми*. Благодаря клубеньковым бактериям многие мотыльковые хорошо развиваются на почвах, бедных азотом, а при отмирании мотыльковых растений почва обогащается азотсодержащими соединениями, которые используются в дальнейшем другими зелеными растениями.

Подсемейство бобовые — *Faboideae*

Бобовые встречаются как в умеренных и холодных широтах, так и в тропических странах, особенно травы. Они могут быть вьющимися растениями тропиков, древесными лианами, а также кустарниками и деревьями: *белая акация* (*Robinia pseudacacia*) и *желтая акация* (*Caragana arborescens*). Самый крупный род цветковых во флоре бывшего СССР — *род астрагал* (*Astragalus*) — насчитывает около 2 400 видов. Формулы цветков указаны в паспорте семейства (рис. 8.30).

Многие мотыльковые имеют большую питательную ценность, так как их семена богаты белками. Такие растения возделываются как ценное сырье для пищевой промышленности. Род *горох* (*Pisum*) известен как древнейшая земледельческая культура. Некоторые сорта гороха культивируются ради незрелых плодов (лопаток), богатых сахаром. Род *соя* (*Glucine*) отличается высоким содержанием белков (до 40 %), близких к животным белкам, и жиров (20 %). Соевые бобы — разносторонне употребляемый продукт питания. Близкородственная сое *фасоль* (*Phaseolus*) наряду с кукурузой и рисом составляет основной продукт питания населения в некоторых странах, например на Кубе. Фасоль, как и горох, культивировалась еще в глубокой древности. Семена арахиса (земляного ореха) содержат до 60 % масла. Арахисовое масло занимает второе место по ценности после оливкового, поэтому семена арахиса широко используются в пищевой промышленности.

Другие мотыльковые разводятся как *кормовые растения*: это различные виды родов *клевер* (*Trifolium*), *люцерна* (*Medicago*). В то же время *клевер*, *донник* (*Melilotus*) и др. — прекрасные медоносы.

В качестве азотонакопителя разводятся *люпины*, семена которых содержат алкалоиды. Ими богаты также виды рода *термонсис* (*Thermopsis*) — высокие травы с тройчатосложными листьями и кистями крупных желтых цветов. Из *термонсиса ланцетного* (*Th. lanceolata*) (рис. 36 нв. вкл.) и корней *солодки* (*Glycyrrhiza glabra*), содержащей тритерпеновые сапонины и флавоноиды, изготавливают лекарство против кашля. *Софора японская* (*Styphnolobium*

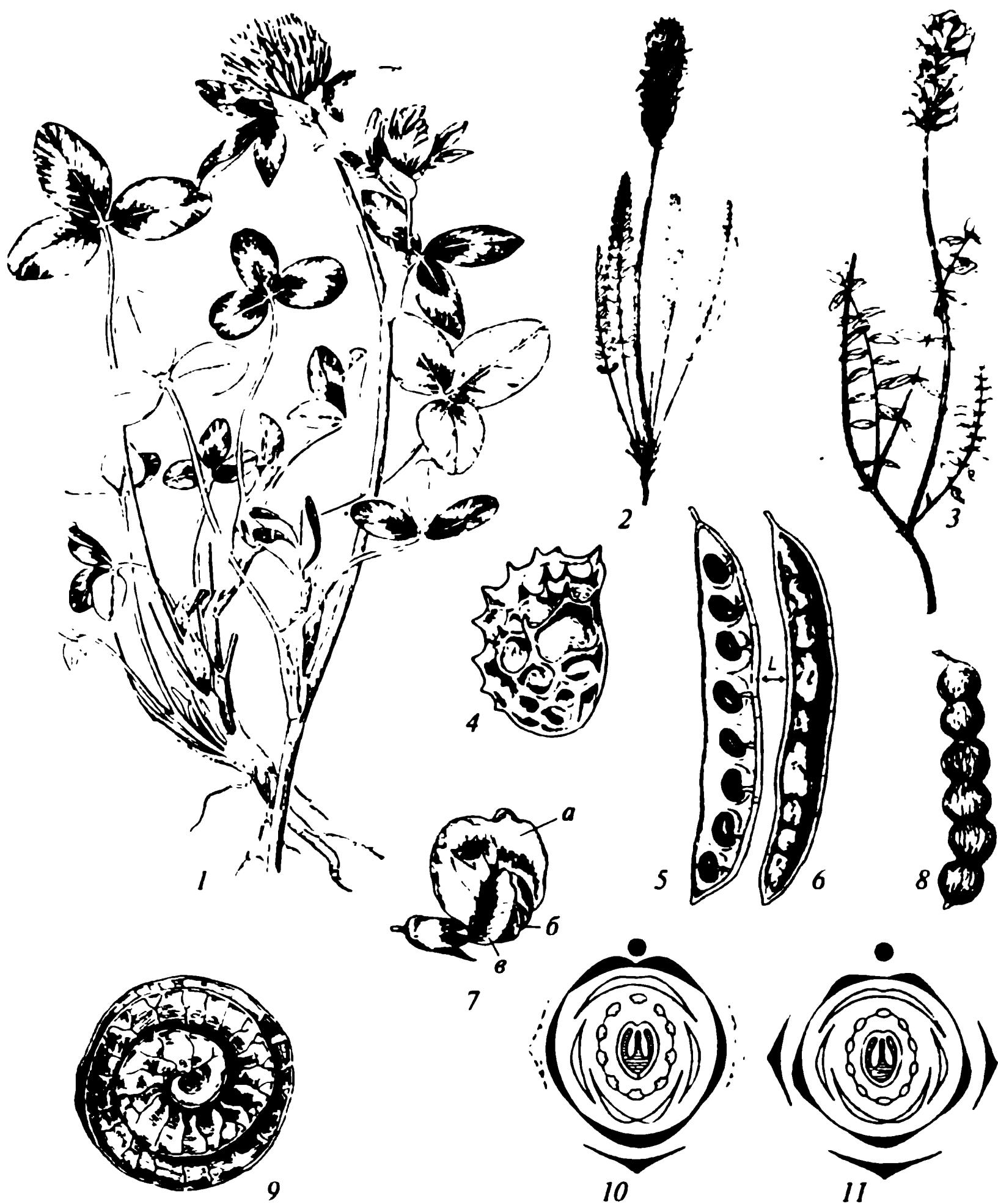


Рис. 8.30. Мотыльковые:

1 — общий вид клевера лугового (*Trifolium pratense*); 2 — общий вид астрагала (*Astragalus macrourus*); 3 — цветущий побег эспарцета (*Onobrychis sativa*); 4 — плод эспарцета горошколистного (*O. viciifolia*); 5, 6 — целый плод белой акации (*Robinia pseudacacia*) и в продольном разрезе; 7 — цветок (а — флаг, б — крылья, в — лодочка) гороха (*Pisum sativum*); 8 — членистый нераскрывающийся боб софоры (*Sophora affinis*); 9 — плод люцерны (*Medicago orbicularis*); 10 — диаграмма цветка боба посевного (*Vicia faba*); 11 — диаграмма цветка золотого дождя (*Laburnum anagyroides*)

japonicum) используется для промышленного получения флавоноида рутина, обладающего Р-витаминной активностью. Ценными красильными растениями являются *индигофера красильная*

(*Indigofera tinctoria*), из которой получают индиго — нестойкий природный краситель синего цвета, и степной кустарник *дрок красильный* (*Genista tinctoria*) дающий ярко-желтую краску.

Подсемейство мимозовые — *Mimosoideae*

Представители этого подсемейства распространены в тропиках и субтропиках, саваннах и саванновых лесах, т.е. в сравнительно сухих районах. Один из многочисленных родов — *акация* (*Acacia*) насчитывает 700 — 800 видов, причем половина из них произрастает в Австралии, где они используются в виде национальной эмблемы страны (рис. 8.31). У австралийских акаций листья обычно редуцированы до филлодий. Африканские и американские акации, в отличие от австралийских, имеют колючки, образовавшиеся из прилистников. В полостях колючек часто поселяются муравьи (мирмекофилия). В России акации в диком виде не встречаются.

Формула цветков: $*Ca_{(4)}Co_4A_{\infty}G_1$.

Достаточно крупный род *мимоза* (*Mimosa*), среди которого особенно известна *мимоза стыдливая* (*M. pudica*) — $*Ca_{(4)}Co_4A_4G_1$. Ее листья обладают способностью реагировать на прикосновение, после которого черешки вместе со сложенными листочками опуска-

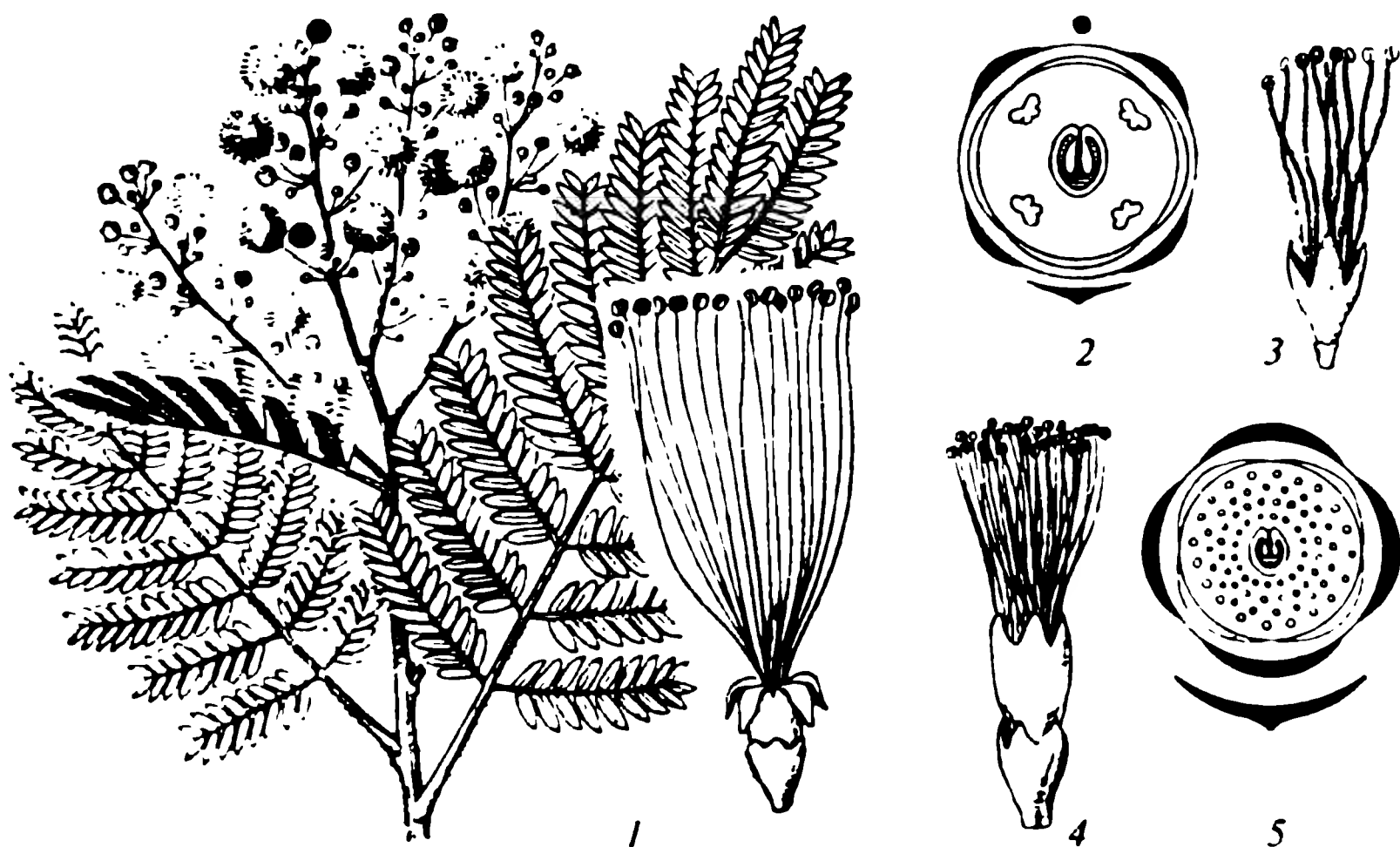


Рис. 8.31. Мимозовые:

1, 2 — питецеллобиум (*Pithecellobium polycerphalum*), цветущий побег и диаграмма цветка, 3 — мимоза колючестебельная (*Mimosa echinocaula*), цветок; 4 — акация Мильдбрейда (*Acacia mildbraedii*), цветок; 5 — акация широколистная (*A. latifolia*), диаграмма цветка

ются вдоль стебля. Через 15—20 мин возбуждение проходит, и листья занимают прежнее положение. В основе этих сейсмонастических движений лежит мгновенное изменение тургора (0,08 с) в клетках оснований черешков листьев. В более слабой степени сейсмонастии наблюдаются и у других мимозовых и родственных им мотыльковых. С настоящей мимозой часто путают *акацию беловатую* (*A. dealbata*), которая разводится на Кавказе и поступает ранней весной в продажу под неправильным названием «мимоза».

Подсемейство цезальпиниевые — *Caesalpinioideae*

Тропические представители этого подсемейства характерны для саванны и сухих саванновых лесов, немало видов обитают также во влажных тропических лесах. Крупнейший в семействе род *кассия* (*Cassia*) (около 500 видов) широко распространен по всем тропикам и субтропикам.

Жизненные формы этого рода очень разнообразны: от высоких деревьев, кустарников и полукустарников до трав (вплоть до однолетников) (рис. 8.32). Цветки в основном актиноморфные, тычинок у разных видов от 10 до 4. Так, формула цветка *церцис кавказский* (*Cercis caucasica*) — $\uparrow Ca_{(5)} Co_5 A_{10} G_1$. Бобы иногда бывают очень длинные. У всех видов ли-

стья перистые, а цветы желтые; у *кассии фистулы* (*C. fistula*) они цилиндрической формы и достигают в длину 60 см. Поперечные перегородки между семенами приобретают кисло-сладкий вкус и употребляются в пищу местным населением. Съедобные бобы имеют и *тамариндовые деревья* (*Tamarindus indica*), которые разводят в тропиках; в пищу употребляют стенки зрелых бобов. *Кассия остролистная* (*C. acutifolia* (рис. 37 цв. вкл.) — $\uparrow Ca_{(5)} Co_5 A_{7,3}$ — зачаточные G_1) и к. уз-



Рис. 8.32. Цезальпиниевые:

1 — баугиния (*Bauhinia polyphylla*), цветущая ветвь; 2 — кассия (*Cassia fistulosa*), плод (a — сочные перегородки между семенами); 3 — иудино дерево (*Cercis siliquastrum*), диаграмма цветка

колистная (*C. angustifolia*) являются классическим слабительным средством — так называемый «александрийский лист».

В тропических лесах широко представлены древесные виды, включая ценные породы с прочной и красивой ядровой древесиной. ароматный синий сандал или кемпешевое дерево (*Haematoxylon campechianum*), американское черное дерево (*Caesalpinia melanocarpa*), рожковое дерево (*Ceratonia siligna*) и др. Рожковое дерево дает сладкие плоды (рожки). Его семя имеет постоянный вес 0,2 г, который у ювелиров принят за один карат.

Порядок миртоцветные — Myrtales

К порядку относятся 16 семейств, наиболее известные из них — миртовые, дербенниковые, гранатовые, кипрейные. Для большинства представителей порядка очень характерно супротивное листорасположение.

Семейство миртовые — Myrtaceae

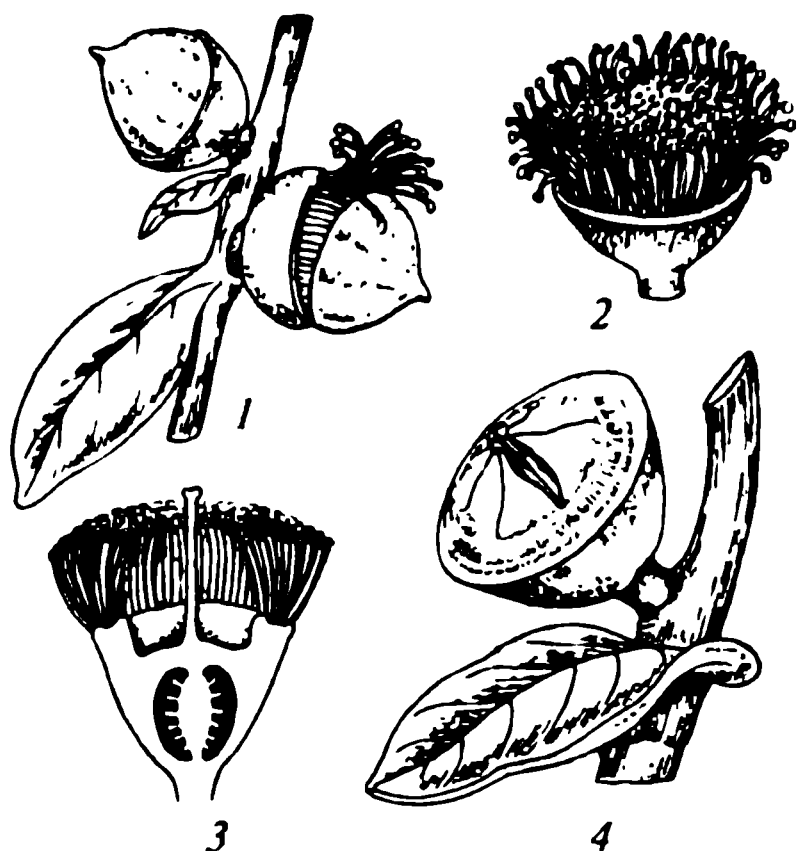
Семейство включает более 145 родов и не менее 3 600 видов.

Паспорт семейства
Количество родов — 145, видов — 3 600
Цветок — *Ca ₍₁₅₎ Co ₍₁₅₎ A ₁ G ₍₃₎ — эвкалипт крупноплодный (<i>Eucalyptus macrocarpa</i>)
Распространение — тропики, субтропики
Жизненная форма — вечнозеленые деревья и кустарники
Листья — супротивные, реже очередные, простые цельные, без прилистников
Соцветия — ботрические или цимозные
Плоды — ягода, костянка, орех, коробочка
Важнейшие роды — эвкалипт (<i>Eucalyptus</i>)

Представители семейства миртовые произрастают главным образом в тропиках и субтропиках. Наибольшее видовое разнообразие отмечено для Южной Америки и Австралии. На Кавказе и отчасти в Крыму культивируют несколько видов эвкалиптов (*Eucalyptus*) (рис. 8.33), мирт обыкновенный (*Myrtus communis*) и фейхоа Селова (*Feijoa sellowiana*). Жизненная форма у всех миртовых — вечнозеленые деревья или кустарники. Листья простые цельные, в основном без прилистников. Листорасположение супро-

Рис. 8.33. Миртовые. Эвкалипт крупноплодный (*Eucalyptus macrocarpa*):

1 — часть побега с бутоном и раскрывающимся бутонем при опадении калиптры; 2 — цветок; 3 — цветок в разрезе; 4 — плод



тивное, реже очередное. Листья часто имеют вместилища эфирного масла, заметные в виде темных точек. Цветки правильные, обоеполые в цимозных или ботрических соцветиях, иногда

цветки одиночные (например, у мирта обыкновенного). Околоцветник двойной, четырех- или пятичленный. Только чашечка или только венчик в околоцветнике могут срастаться, образуя своеобразный колпачок, называемый калиптрой, опадающий при распускании бутона. Тычинки свободные, чаще всего многочисленные. Гинецей ценокарпный, сросшийся из 2—3 плодолистиков. Завязь нижняя или полунижняя, одно- или трехгнездная. Столбик один, длинный, с головчатым рыльцем. Плод ценокарпный: ягода, орех, костянка или коробочка. Семена с эндоспермом или без него.

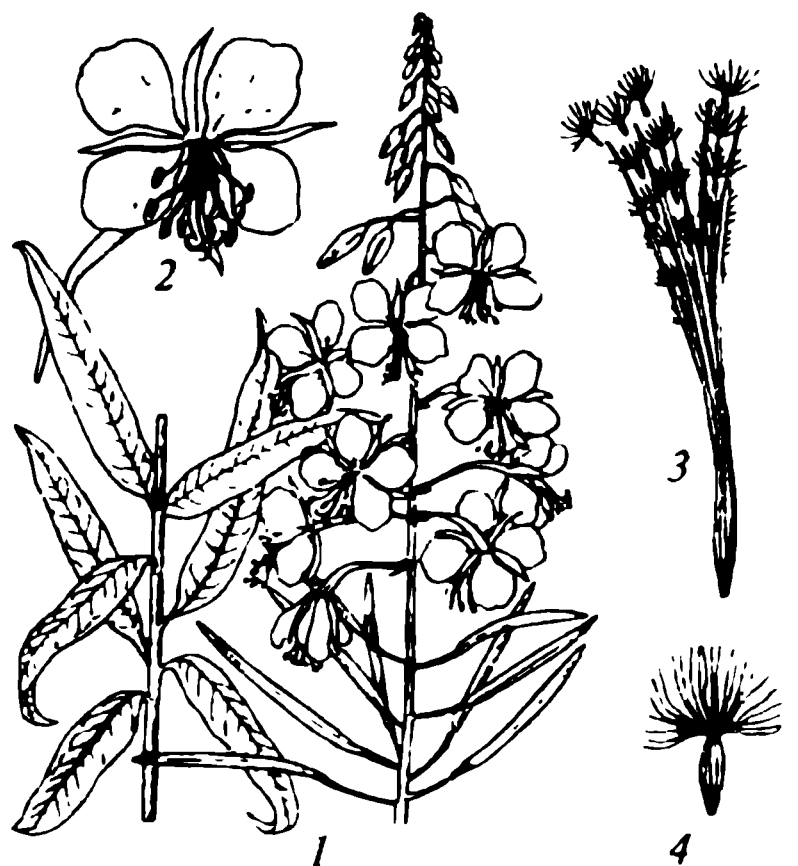
Семейство кипрейные — Onagraceae

Семейство включает около 17 родов и 680 видов, широко распространенных по всему миру, в России встречаются повсеместно.

Паспорт семейства
Количество родов — 17, видов — 680
Цветок — $\uparrow Ca_{(4)}Co_4A_8G_{(\bar{4})}$ — иван-чай (<i>Chamaenerion angustifolium</i>)
Распространение — везде
Жизненная форма — травы
Листья — супротивные или очередные, простые цельные, без прилистников
Соцветия — кисть или одиночные цветки
Опыление — ветроопыляемые
Плод — коробочка
Важнейший род — иван-чай (<i>Chamaenerion</i>)

Рис. 8.34. Кипрейные. Иван-чай узколистный (*Chamaenerion angustifolium*):

1 — верхняя часть побега с соцветием; 2 — цветок; 3 — плод-коробочка; 4 — семя с хохолком



Жизненная форма — многолетние травы. Листорасположение супротивное или очередное. Листья простые цельные, без прилистников. Цветки обоеполые, актиноморфные или слегка зигоморфные. Околоцветник двойной. Чашелистиков 4, реже 2, свободных или частично сросшихся. Количество лепестков соответствует чашелистикам — 4 или 2. Тычинок 8 в одном или двух кругах. Гинецей ценокарпный, из 4 сросшихся плодолистиков. Завязь нижняя, 4-, 2-гнездная, со множеством семязачатков. Столбик цельный или на верхушке четырехлопастный. Плод — коробочка, семена с хохолками — приспособления для ветроопыления.

Выделены физиологически активные вещества — танниды, флавоноиды, реже цианогенные гликозиды и эфирные масла.

Растение иван-чай (рис. 8.34) — хороший медонос, может использоваться как заменитель чая. Из иван-чая выделен препарат, обладающий противоопухолевым действием.

Порядок рутоцветные — Rutales

Порядок объединяет 15 семейств, распространенных преимущественно в тропиках и субтропиках. Рассмотрим семейства *рутовые* и *сумаховые*.

Семейство рутовые — Rutaceae

Семейство включает 150 родов и около 1 600 видов. Распространены главным образом в тропиках и субтропиках на всех континентах, но наибольшее видовое разнообразие отмечено для Австралии, Южной Америки и Южной Африки. В странах СНГ в природных условиях произрастает 45 видов, относящихся к 7 родам.

Паспорт семейства	
Количество родов — 150, видов — 1 600	
Цветок — $*Ca_5Co_5A_{5+5}G_{(4-5)}$ — <i>рута душистая</i> (<i>Ruta graveolens</i>); $*Ca_5Co_5A_{\infty}G_{(\infty)}$ — <i>апельсин</i> (<i>Citrus sinensis</i>)	
Распространение — Австралия, Южная Африка, редко районы с умеренным климатом	
Жизненная форма — преимущественно вечнозеленые деревья и кустарники; многолетние травы, древесные лианы	
Листья — очередные, реже супротивные, простые или тройчатосложные, без прилистников	
Соцветия — цимозные или одиночные цветки	
Плоды — костянка, коробочка, гесперидий	
Важнейшие роды — бархат (<i>Phellodendron</i>), цитрус (<i>Citrus</i>)	

Жизненная форма — вечнозеленые деревья и кустарники, но могут быть и травы. Побеги рутовых нередко несут крепкие колючки и шипы. Листорасположение очередное, реже супротивное. Листья тройчатосложные или простые, без прилистников, сместилищами эфирных масел, просвечивающихся в виде точек. Местилещи масел имеются также в коре и плодах рутовых. Цветки обоеполые, актиноморфные или зигоморфные (ясенец). Соцветия цимовидные, иногда редуцированные до одного цветка, сидящего в пазухе листа. Околоцветник двойной, четырех- или пятичленный. Чашелистики и лепестки обычно свободные. Андроей из 8 или 10 свободных тычинок, располагающихся в два круга. Иногда (у цитрусовых) тычинки многочисленные, спаянные нитями в пучки. Гинецей ценокарпный, образованный 4—5 (у цитрусов — многими) плодолистиками. Завязь верхняя, че-

тырех-, пяти- или многогнездная, с двумя семязачатками в каждом гнезде, лопастная. Плоды ценокарпные: костянки (бархатное дерево — *Phellodendron*), коробочки (*рута душистая* — *Ruta graveolens*) и геспе-

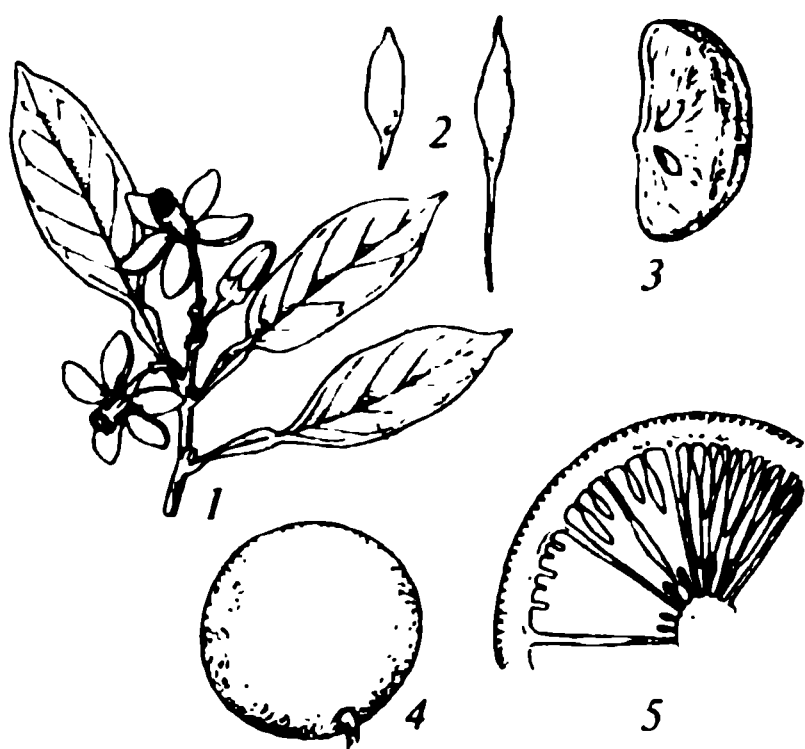


Рис. 8.35. Рутовые. Апельсин (*Citrus sinensis*):

1 — часть побега с цветками; 2 — соковые мешочки; 3 — отдельное гнездо гесперида с семенами; 4 — плод (гесперида); 5 — поперечный разрез плода

ридии (*апельсин* — *Citrus*) (рис. 8.35). Семена с эндоспермом или без него. Многим культивируемым цитрусовым свойственна *партенокарпия*, т. е. образование плодов без оплодотворения.

Руговые богаты эфирными маслами, витаминами (С, В, Р), лимонной кислотой, кроме того, в них были также найдены алкалоиды (виды тропического американского рода *пилокарпус* — *Pilocarpus*), антраценпроизводные, кумарины и терпеноиды. Наиболее важным в хозяйственном отношении является род *цитрус*: *апельсин* (*C. sinensis*), *лимон* (*C. limon*), *мандарин* (*C. unshiu*), *грейпфрут* (*C. paradisi*). Широко культивируются в Средиземноморье *бергамот* (*C. bergamia*) и *горький апельсин* (*C. aurantium*), из которых получают ценные для парфюмерии эфирные масла.

Семейство анакардиевые (сумаховые) — Anacardiaceae

В семействе около 80 родов и 600 видов, распространенных в тропиках и субтропиках обоих полушарий; немногие произрастают в умеренно теплых районах. Жизненная форма — деревья и кустарники (рис. 8.36). Листорасположение очередное, листья перистосложные или простые, без прилистников. Цветки обоеполые или нередко раздельнополые, правильные, мелкие, в метельчатых соцветиях. Околоцветник двойной, чаще пятичленный. Чашелистики и лепестки свободные. Андроей состоит обычно из 5 (или 10) тычинок (в последнем случае наружные тычинки противостоят чашелистикам); реже число тычинок иное. Гинецей апокарпный или синкарпный, из 1 — 3, реже 5 плодолистиков. Завязь верхняя, 1-гнездная, реже 3 — 5-гнездная, гнезда с одним семязачатком. Плод — костянка с одним или несколькими семенами и различным мезокарпием. Сухой мезокарпий у *скупии* (*Cotinus*) и *фисташки* (*Pistacia vera*), или сочный и сладкий, как у *манго* (*Mangifera indica*). Семена без эндосперма, со смоляными ходами и дубильными веществами.

На юге России выращивают *скупию кожевенную* (*Cotinus coggygria*), листья которой являются источником танина. В Европе из всех сумаховых скупия заходит дальше всего на север. Это очень красивый кустарник с крупными метелками, содержащими, помимо нормальных, множество недоразвитых цветков на длинных цветоножках, покрытых оттопыренными красноватыми волосками. Осенью листва скупий приобретает ярко-красный цвет.

Фисташка настоящая (*Pistacia vera*) — высокий кустарник или деревце с перистыми листьями и несколько крылатыми черешками. Родина вида — Средняя Азия, где он образует фисташковые редколесья. Плод фисташки — костянка (фисташковый орех), достигает в длину 2 см. Плоды отличаются прекрасным вкусом.

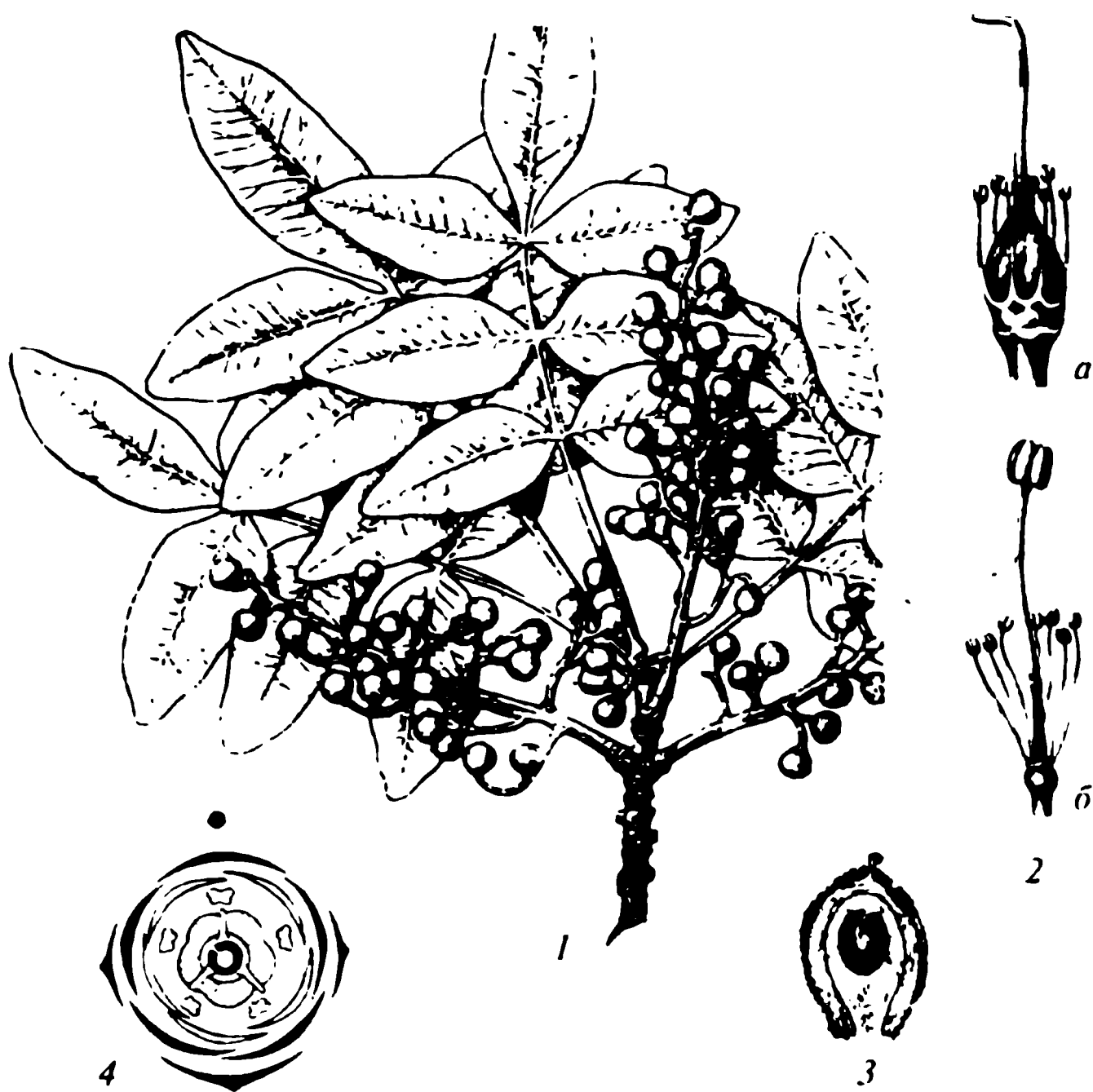


Рис. 8.36. Сумаховые:

1 — фисташка (*Pistacia vera*); 2 — женский (а) и мужской (б) цветок (околоцветник удален) у акажу (*Anacardium pumilum*); 3 — семякарпус (*Semecarpus anacardium*), завязь в продольном разрезе, 4 — диаграмма цветка скумпии (*Cotinus coggygria*)

Одно из важнейших плодовых деревьев тропиков — манго (*Mangifera indica*), происходящее из Южной Азии. Деревья манго отличаются необыкновенно высокой урожайностью, исключительными вкусовыми качествами плодов, чрезвычайно богатых витамином С. Из плодов манго получают ксантон мангиферин, применяемый в медицине при лечении вирусных заболеваний.

Многие представители сумаховых дают ценную древесину, а камеди и воск имеют хозяйственное значение, например, сумах лаковый (*Rhus verniciflua*), дающий черный японский лак.

Порядок сапиндовые — Sapindales

Порядок объединяет 8 семейств, из которых у нас наиболее известно семейство конскокаштановые.

Семейство конскокаштановые — Hippocastanaceae

Семейство немногочисленное, включает всего 2 рода и 15 видов, встречающихся на территории Евразии, Северной и Южной Америки; в России встречаются только в культуре.

Паспорт семейства
Количество родов — 2, видов — 15
Цветок — $*C_{(5)}C_{4-5}A_{5-8}G_{(3)}$
Распространение — <i>Евразия, Северная и Южная Америка</i>
Жизненная форма — <i>деревья и кустарники</i>
Листья — <i>очередные, пальчатосложные</i>
Соцветия — <i>цимозные</i>
Плод — <i>коробочка</i>
Важнейший род — <i>каштан (Aesculus)</i>

Жизненная форма — деревья или кустарники с крупными пальчатосложными листьями. Цветки обоеполые, зигоморфные. Околоцветник состоит из 5 сросшихся чашелистиков и 4—5 свободных ярко окрашенных лепестков венчика. Андроцей — из 5—8 тычинок; гинецей ценокарпный; завязь верхняя, трехгнездная, с 2 семязачатками в каждом гнезде. Столбик один, завершающийся простым рыльцем. Довольно крупные цветки собраны в прямостоячие тирсы, возвышающиеся над верхушками побегов (напоминают свечи на канделябре). Верхние цветки в соцветии часто имеют недоразвитый гинецей и плодов не образуют. Плод — ценокарпий: односеменная коробочка, вскрывающаяся гремя створками. Семя крупное, без эндосперма.

Конский каштан обыкновенный (Aesculus hippocastanum) (рис. 8.37) — красивое дерево, используемое для озеленения го-

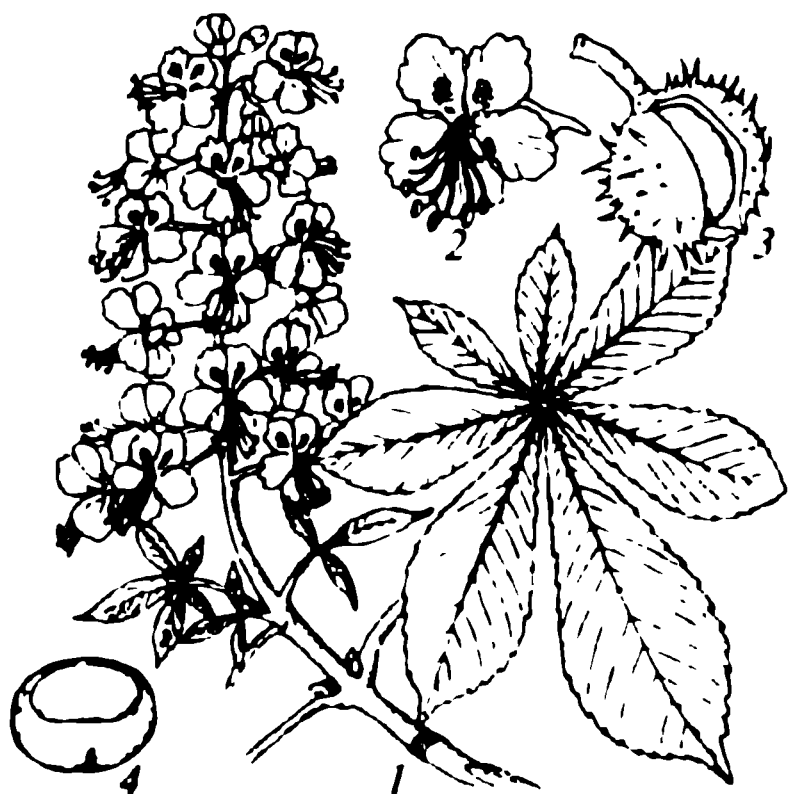


Рис. 8.37. Конскокаштановые.
Конский каштан обыкновенный
(*Aesculus hippocastanum*):

1 — часть побега с соцветием; 2 — цветок; 3 — плод; 4 — семя

родов и в садово-парковом хозяйстве. Семена конского каштана несъедобны, а препараты из его семян и листьев, содержащие сапонины, довольно широко применяют в медицине.

Порядок льновые — Linales

В порядок входит 6 семейств, из которых наибольший практический интерес представляет семейство *льновые*.

Семейство льновые — Linaceae

Семейство насчитывает 25 родов и 500 видов в тропических, субтропических и умеренных зонах обоих полушарий.

<i>Паспорт семейства</i>
Количество родов — 6, видов — 250
Цветок — *Ca ₅ Co ₅ A ₅ G ₍₅₎ — <i>лен обыкновенный (Linum usitatissimum)</i>
Распространение — <i>тропические, субтропические и умеренные зоны обоих полушарий</i>
Жизненная форма — <i>деревья, кустарники, полукустарники, травы</i>
Листья — <i>очередные, редко супротивные, простые цельные, обычно с прилистниками</i>
Соцветия — <i>цимозные: рыхлая извилина</i>
Плод — <i>коробочка</i>
Важнейший род — <i>лен (Linum)</i>

Жизненная форма — травы, полукустарники, кустарники или деревья. Листорасположение очередное, редко супротивное. Листья простые цельные, обычно с прилистниками. Цветки обоеполые, правильные, с двойным околоцветником, чаще пятичленные. Лепестки с ноготками. Андроцей состоит из 10 или 5 свободных тычинок, а 5 тычинок внутреннего круга превращены в стаминодии. Гинецей ценокарпный, из 5 или меньшего числа плодolistиков. Завязь верхняя, пятигнездная, иногда с дополнительными полными или неполными ложными перегородками. Столбиков обычно 5. В гнезде 1 — 2 семязачатка. Плод — малосеменная коробочка или односеменная костянка. Семена с эндоспермом.

Род *лен (Linum)* широко распространен в умеренных широтах и насчитывает 200 видов трав и полукустарников с желтыми, белыми, фиолетовыми и розовыми цветками. *Культурный лен (L. usitatissimum)* (рис. 8.38) — важнейшее для текстильной промышленности растение, с синими цветами. В России культура льна всегда

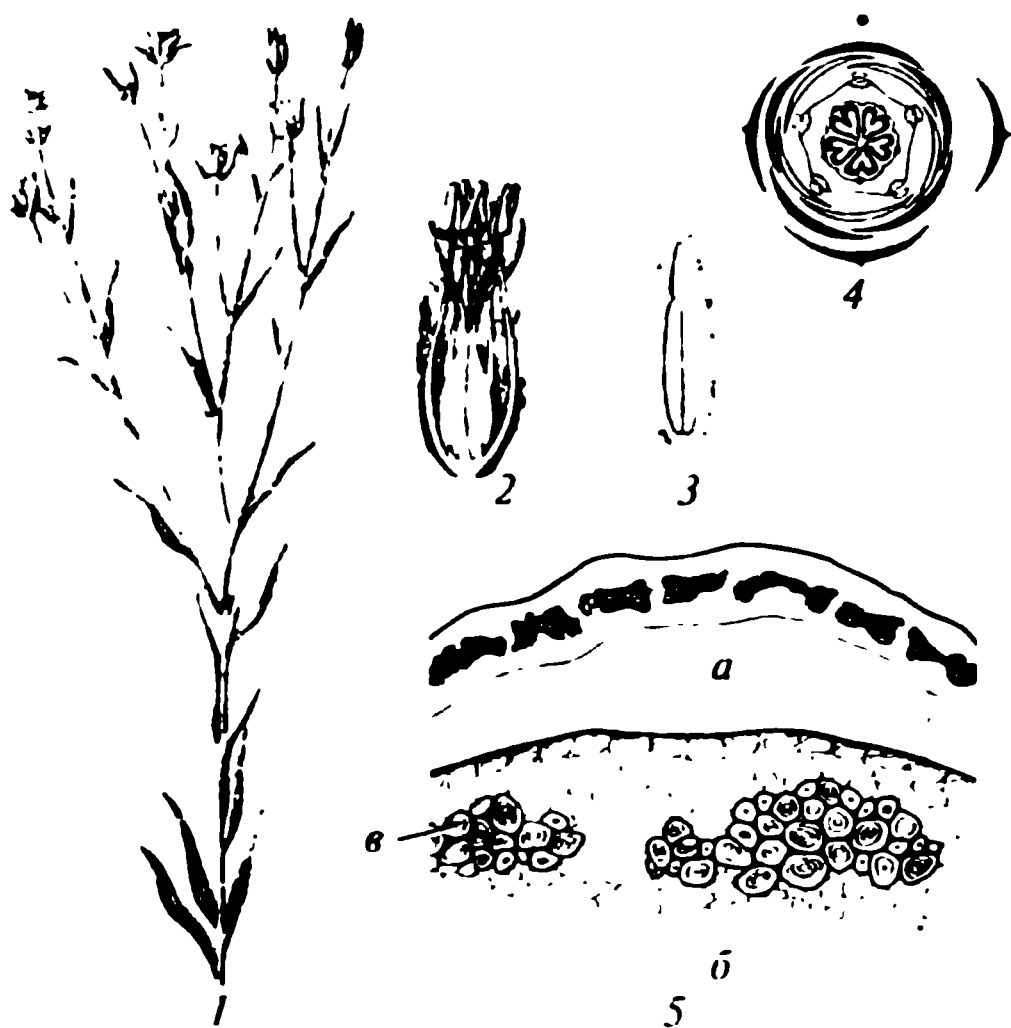


Рис. 8.38. Льновые. Культурный лен (*Linum usitatissimum*):

1 — верхняя часть цветущего растения; 2 — андроцей и гинецей (околоцветник удален); 3 — семя в продольном разрезе; 4 — диаграмма цветка; 5 — часть поперечного разреза стебля в зоне коры при малом (а) и большом (б) увеличении (в — лубяные волокна)

имела первостепенное значение. Различают волокнистые сорта — лен-долгунец и масличные сорта — лен-кудряш. Волокна состоят из чистой целлюлозы и образуются в коре стеблей. Пучки волокон достигают в длину 25 — 30 см. Лен-долгунец культивируется на западе России, в Белоруссии, странах Балтии, во Франции и Бельгии. Культуры масличного льна сосредоточены в более южных районах — в Казахстане, Поволжье, на Северном Кавказе. Семена его содержат до 35 % жира, из которого получают антисклеротические препараты и полисахариды (в виде слизи). В медицине семя льна применяется также в качестве обволакивающего средства. Льняное масло — отличное техническое масло, но может также употребляться и в пищу.

Порядок крушиноцветные — Rhamnales

Порядок содержит семейства — *крушиновые* и *лоховые*.

Семейство крушиновые — Rhamnaceae

В семействе насчитывается около 60 родов и более чем 900 видов.

Паспорт семейства	
Количество родов — 60, видов — 900	
Цветок — $*Ca_{(5)}Co_5A_5G_{(3)}$ — крушина ломкая (<i>Frangula alnus</i>); $*\sigma Ca_{(4)}Co_4A_4G_0$; $*\varphi Ca_{(4)}Co_4A_4G_{(4)}$ — жостер слабительный (<i>Rhamnus cathartica</i>)	
Распространение — тропики, субтропики, умеренные области	
Жизненная форма — деревья и кустарники, иногда лианы	
Листья — супротивные или очередные, простые цельные с прилистниками	
Соцветия — пазушные цимозные, иногда одиночные	
Плоды — ягода, костянка, сухие схизокарпии	
Важнейшие роды — крушина (<i>Frangula</i>), жостер (<i>Rhamnus cathartica</i>)	

Жизненная форма — кустарники или деревья, в основном не очень высокие, иногда лианы (рис. 8.39). Листорасположение супротивное или очередное. Листья простые цельные, с пальчатым жилкованием, имеются прилистники. Цветки мелкие обоеполые, (реже однополые — у двудомных растений), правильные, зелено-



Рис. 8.39. Крушиновые:

А — жостер слабительный (*Rhamnus cathartica*): 1 — часть побега с плодами; 2 — женский цветок; 3 — часть побега с цветками; 4 — мужской цветок; Б — крушина ломкая, или ольховидная (*Frangula alnus*): 5 — цветок; 6 — часть побега с плодами; 7 — часть побега с цветками

ватые, чаще в цимозных соцветиях. Околоцветник 5-, реже 4-членный. Чашелистики часто с внутренним килем. Лепестки мелкие, часто в виде колпачков, охватывающих тычинки, нередко отсутствуют. У многих имеется гипантий. Тычинок 5, реже 4, противостоящих лепесткам. Гинецей ценокарпный, обычно из 3 плодолистиков. Завязь верхняя, средняя или нижняя; 3-, реже 2-гнездная с одним семязачатком. Плод — костянка, ягода или сухой не вскрывающийся плод — схизокарпий, распадающийся на мерикарпии. Семена с эндоспермом. Для многих крушиновых характерны острые шипы и колючки.

Исключительно колючим лазающим кустарником, распространенным в сухих предгорьях Крыма, Кавказа, западной части Средней Азии, является *держидерево* (*Paliurus spina-christi*). Его парные колючки представляют собой видоизмененные прилистники, причем одна из них (прямая) направлена косо вверх, другая загнута вниз. Вместе с тем держидерево с его дугообразно-изогнутыми ветвями очень декоративно. У южноамериканского рода *коллетья* (*Colletia*) побеги супротивные, лишенные листьев и превращенные в мощные колючки; выполняют функцию фотосинтеза. У видов тропического рода *жуания* (*Gouania*) плоды распадаются на крылатые мерикарпии, а в соцветиях у них возникают усики, как у виноградных.

Некоторые виды крушиновых давно используются человеком. Например, так называемый *китайский финик* (*Zizyphus jujuba*) очень популярен в Китае и Юго-Восточной Азии. В культуре — это деревце с плодами-костянками, несколько напоминающими по вкусу недозрелые сливы. При жевании листьев этого дерева парализуются вкусовые рецепторы слизистой рта. У *конфетного дерева* (*Hovenia dulcis*) из Юго-Восточной Азии сладкая мякоть образуется разрастающимися и извивающимися цветоножками. Эти сладкие образования служат обычно лакомством.

Для представителей семейства характерно содержание в них антраценопроизводных, терпеноидов и тритерпеновых сапонинов. Некоторые виды обладают лекарственными свойствами: например кора *крушины ломкой* (*Frangula alnus*), плоды *жостера слабительного* (*Rhamnus cathartica*) используются в медицине как слабительное средство.

Семейство лоховые — Elaeagnaceae

В семействе насчитывают 3 рода и около 55 видов, встречающихся главным образом в Северном полушарии, по долинам рек и ручьев. У всех трех родов на корнях имеются корневые клубеньки, в которых поселяются азотфиксирующие бактерии, что позволяет лоховым обитать на очень бедных почвах.

Паспорт семейства	
Количество родов — 3, видов — 55	
Цветок — $*Ca_{(4)}Co_0A_4G_1$ — лох узколистный (<i>Elaeagnus angustifolia</i>); $*\sigma Ca_{(2)}Co_0A_4G_0$; $*\varphi Ca_{(2)}Co_0A_0G_1$ — облепиха крушиновая (<i>Hipporhae rhamnoides</i>)	
Распространение — Северное полушарие	
Жизненная форма — деревья и кустарники	
Листья — очередные или супротивные, простые цельные, без прилистников	
Соцветия — цимозные или одиночные цветки	
Плод — монокарпий (одноорешек или однокостянка)	
Важнейшие роды — облепиха (<i>Hipporhae</i>), лох (<i>Elaeagnus</i>)	

Жизненная форма — небольшие, обычно колючие деревья и кустарники. Листорасположение очередное или супротивное. Листья простые цельные, без прилистников. Для всех представителей лоховых характерно опушение из щитковидных чешуек и звездчатых волосков. Цветки правильные, обоеполые (у многих видов лоха — раздельнополые, и тогда обычно растения двудомные,

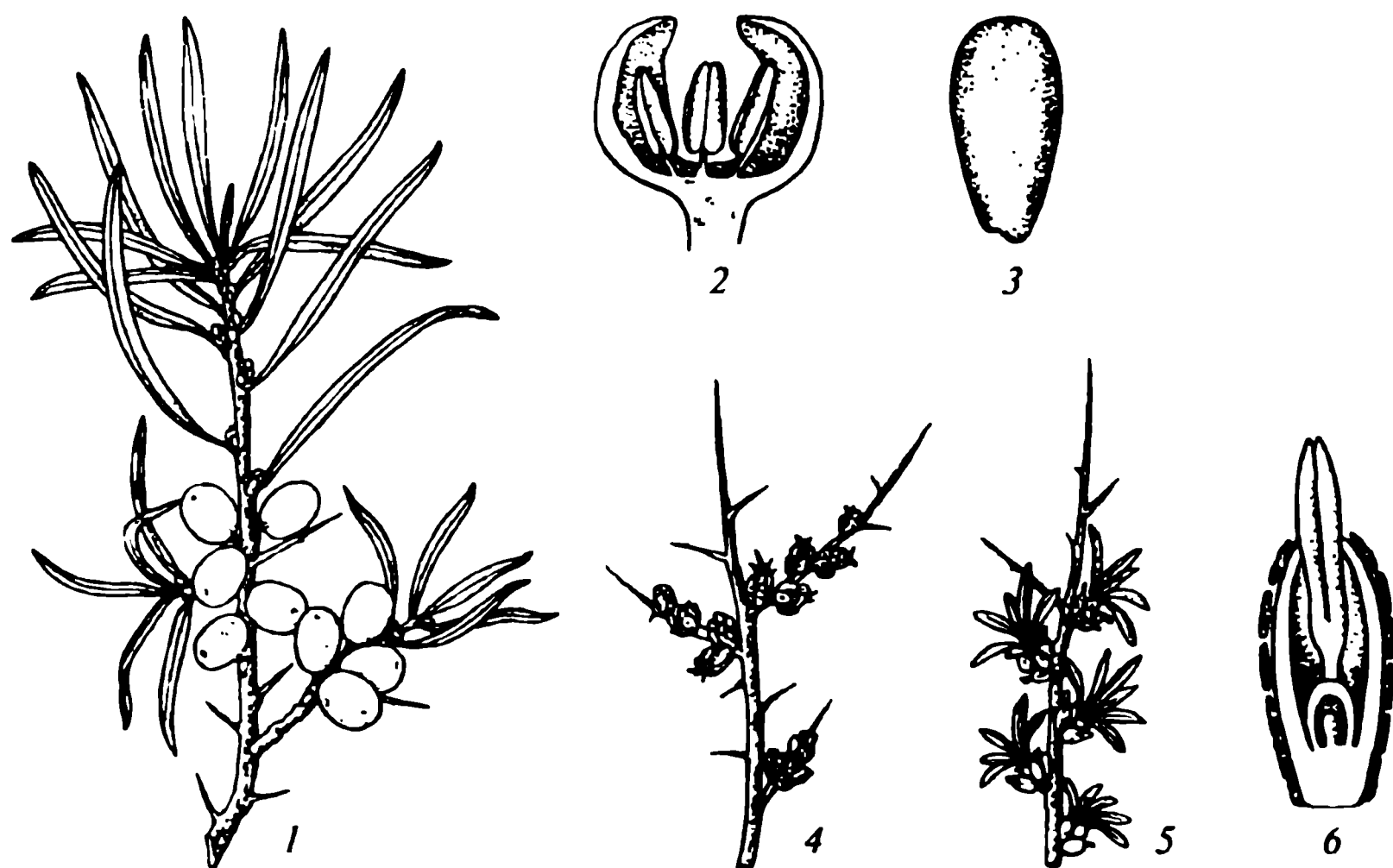


Рис. 8.40. Лоховые. Облепиха крушиновая (*Hipporhae rhamnoides*):

1 — часть побега с плодами; 2 — тычиночный цветок в разрезе; 3 — косточка; 4 — часть побега с мужскими цветками; 5 — часть побега с женскими цветками; 6 — пестичный цветок в разрезе

например облепиха крушиновая. Околоцветник представлен только чашечкой 2- или 4-членной. У мужских цветков она почти плоская, во всех других случаях трубчатая. Тычинок в обоеполых и мужских цветках 4 (реже 8), и они прирастают к внутренней поверхности чашечки. Гинецей состоит из одного плодолистика с относительно длинным столбиком, несущим головчатое рыльце. Плод — монокарпий: одноорешек или однокостянка. Семя одно, без эндосперма или со слабо развитым эндоспермом. Цветки одиночные или в пучках (возможны цимоиды).

Виды лоха (*Elaeagnus*) культивируются в качестве декоративных и почвоукрепляющих кустарников. Иногда плоды лоха употребляют в пищу. Наиболее известным представителем семейства лоховые является широко культивируемый колючий кустарник — облепиха крушиновая (*Hipporhae rhamnoides*) (рис. 8.40). В диком виде она встречается в России в Предкавказье и на юге Сибири. Плоды облепихи крушиновидной богаты комплексом витаминов (С, В₁, В₃, Е, Р), каротином, органическими кислотами и используются в пищевой промышленности. Облепиховое масло находит широкое применение в медицине.

Порядок виноградные — Vitales

Порядок включает два семейства, из которых рассмотрим семейство виноградные.

Семейство виноградные — Vitaceae

В семейство входят 12 родов и около 700 видов, распространенных в тропиках и субтропиках.

Паспорт семейства
Количество родов — 12, видов — 700
Цветок — *Са ₍₅₎ Со ₍₅₎ А ₅ Г ₍₂₎ — виноград (<i>Vitis vinifera</i>)
Распространение — тропики, субтропики
Жизненная форма — древесные лианы, изредка кустарники и деревья
Листья - очередные, простые расчлененные, сложные, с прилистниками
Соцветия — кистевидные цимозные
Плод — ягода
Важнейший род — виноград (<i>Vitis</i>)

Жизненная форма — лианы, или лазающие растения, редко кустарники или небольшие деревья с суккулентными стволами

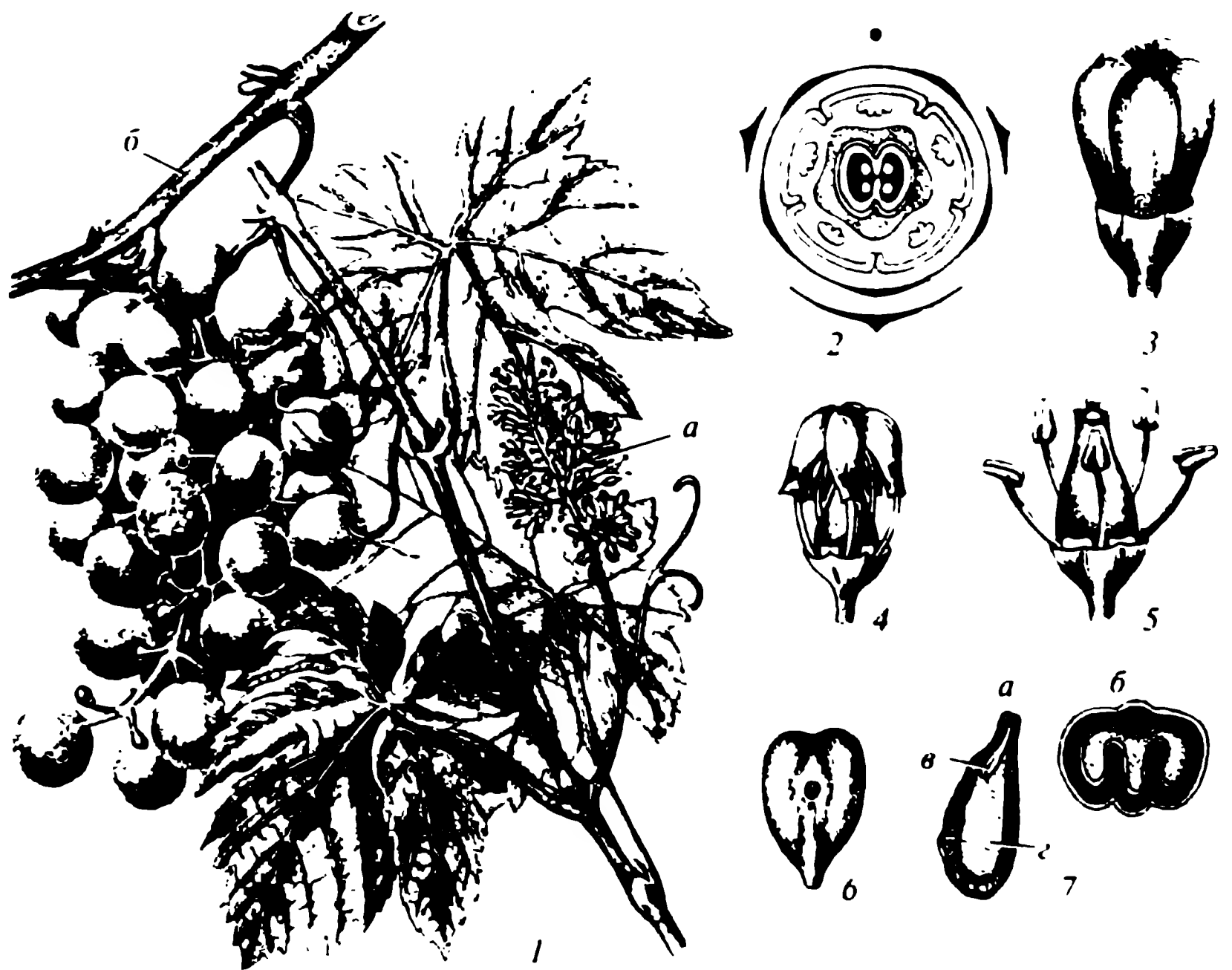


Рис. 8.41. Виноградные. Виноград (*Vitis vinifera*):

1 — ветвь с соцветиями (а) и плодами (б), 2 — диаграмма цветка; 3 — бутон; 4 — раскрывающийся цветок в процессе сбрасывания венчика; 5 — он же после сбрасывания венчика, 6 — семя; 7 — оно же в продольном (а) и поперечном (б) разрезе (в — зародыш; г — эндосперм)

(рис. 8.41). Листорасположение очередное. Листья простые пальчатолопастные, отдельные или сложные, с прилистниками. Часто имеются усики (видоизмененные соцветия), противостоящие листьям. Цветки мелкие, обоеполые или раздельнополые, зеленоватые, обычно в цимозных соцветиях кистевидной формы. Околоцветник 5-, реже 4-членный. Чашечка сросшаяся, из 4—5 чашелистиков, мелкая или редуцированная. Венчик состоит из 4—5 лепестков, часто срастающихся вверху в виде колпачка и вместе опадающих. Тычинок 4—5, противостоящих лепесткам. Гинецей ценокарпный, из 2 плодолистиков. Завязь верхняя, двухгнездная, с 2 семязачатками в гнезде. Плод — ягода. Семена с эндоспермом.

Культурный виноград (Vitis vinifera) — одно из древнейших культивируемых растений, родоначальник не менее 5 000 сортов, созданных человеком. Их описанием занимается особая отрасль науки — ампелография. Эти сорта используются для приготовления различных марок вин. В Крыму и на Кавказе, где сосредоточены основные районы культуры винограда, он часто используется

в озеленении (террасы, беседки). В Западной Европе и на Украине здания часто увиты так называемым *диким*, или *девичьим*, *виноградом* (*Parthenocissus quinquefolia*) родом из Северной Америки, с пальчатосложными листьями. Он хорошо выращивается также на широте Москвы и даже севернее.

Порядок кизилые — Cornales

К порядку относится 8 очень мелких семейств, из которых наиболее известно семейство собственно *кизилые*.

Семейство кизилые — Cornaceae

Семейство включает 55 видов, относящихся к 6 родам. Представители семейства широко распространены в умеренных и холодных областях Северного полушария и проникают даже в арктические тундры. Жизненная форма — кустарники или небольшие деревья (рис. 8.42). Листорасположение супротивное. Листья простые, цельные. Цветки мелкие, почти всегда обоеполые, актиноморфные. Околоцветник двойной, из 4—5 зубчиковидных чашелистиков, мелких лепестков и тычинок, присоединенных к краю нектарного диска и чередующихся с лепестками. Гинецей ценокарпный, состоит из 2, редко из 3—4 плодолистиков. Завязь нижняя, двухгнездная, с простым столбиком, несущим головчатое рыльце.

Формула цветка: $*C_4C_4A_4G_{(4)}$. Соцветия разнообразные, цимозные. Плоды — ярко окрашенные костянки, которые могут у отдельных видов срастаться в сочное съедобное соплодие, как, например, у *кизила головчатого* (*C. capitata*) или *клубничного дерева*.

Некоторые представители культивируют как декоративные: *свидина кроваво-красная* (*S. sanguinea*), *свидина белая* (*S. alba*) — это небольшие кустарники с поникающими побегами. *Кизил обыкновенный* (*Cornus mas*) в



Рис. 8.42. Кизилые. Дерен шведский (*Chamaepericlymenum suericum*):

1 — побег плодоносящего растения;
2 — цветущее растение; 3 — цветок

диком виде встречается в Предкавказье; его крупноплодные сорта с вкусными, сочными и кисло-сладкими плодами идут на изготовление варенья, сухофруктов и соков. Плотную и красивую древесину, особенно древесину кизила обыкновенного, используют для мелких поделок.

Порядок сельдерейные, или зонтичные, — Apiales, или Umbelliferae

Порядок включает 2 крупных семейства — *аралиевые* и *зонтичные*.

Семейство аралиевые — Araliaceae

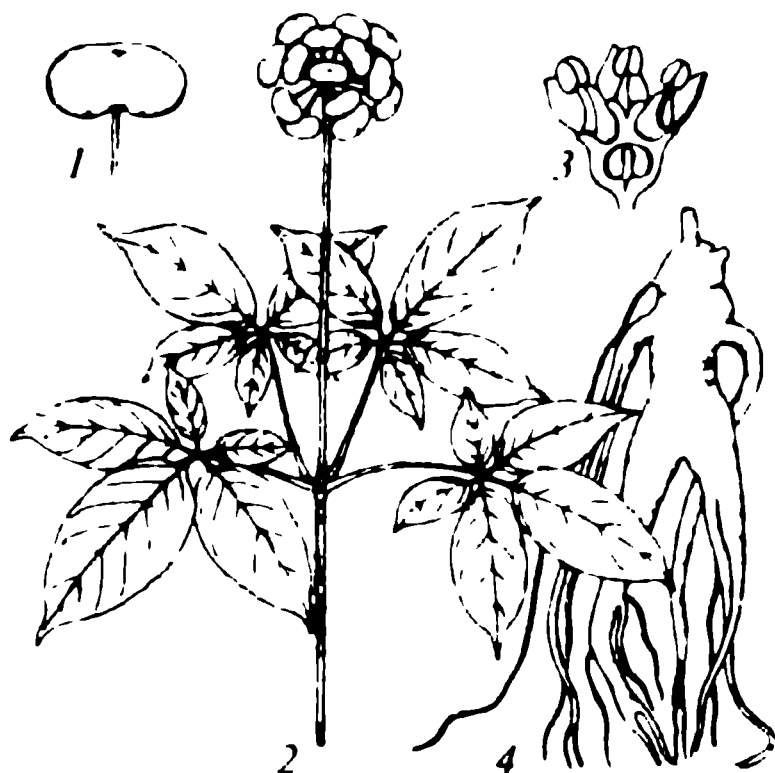
Семейство объединяет около 850 видов, относящихся примерно к 80 родам. Подавляющее большинство аралиевых обитает в тропиках и субтропиках, центры их видового разнообразия — Индо-Малайзия и тропическая Америка.

Паспорт семейства
Количество родов — 80, видов — 850
Цветок — *Ca ₍₅₎ Co ₅ A ₅ G ₍₅₎ — плющ обыкновенный (<i>Hedera helix</i>) *Ca ₍₅₎ Co ₅ A ₅ G ₍₂₎ — женьшень (<i>Panax ginseng</i>)
Распространение — тропики, субтропики
Жизненная форма — деревья или кустарники, реже лианы (плющ) и многолетние травы
Листья — супротивные, реже очередные, простые цельные, без прилистников
Соцветия — кисти и метелки из простых зонтиков
Плод — ценокарпная костянка
Важнейший род — женьшень (<i>Panax</i>)

Жизненная форма — небольшие деревья или кустарники, реже лианы (плющ) и многолетние травы (панакс). Листорасположение обычно очередное. Листья пальчато- или перистосложные, большей частью с влагалищами. Цветки правильные, относительно мелкие, обоеполые или раздельнополые у двудомных растений. Околоцветник двойной, 5- или 4-членный. Чашечка из 5 или 4 чашелистиков, прирастающих к завязи. Лепестков 5 (иногда меньше), свободных или частично срастающихся. Тычинки в количе-

Рис. 8.43. Аралиевые. Женьшень
(*Panax ginseng*):

1 — плод; 2 — часть побега с плодами;
3 — цветок в разрезе; 4 — корень



стве, равном числу лепестков, чередующиеся с ними и прикрепленные к краям особого железистого диска, окружающего верхушку завязи. Гинецей ценокарпный; состоит из 2—5 сросшихся плодолистиков. Завязь нижняя двух- и пятигнездная. В каждом гнезде формируется по одному семязачатку. Столбиков обычно 5, иногда они срастаются в один. Соцветия ботриоидные, часто очень крупные. Они устроены обычно по типу кисти или метелки из простых зонтиков либо редуцированы до единственного простого зонтика (у рода панакс). Плод — ценокарпная костянка, содержащая 2—5 семян. Семена с обильным эндоспермом.

Плющ обыкновенный (*Hedera helix*) имеет много садовых форм и широко культивируется как декоративное растение открытого и закрытого грунта.

В России известным дикорастущим видом уссурийской тайги является знаменитый **женьшень** — «корень жизни» (*Panax ginseng*) (рис. 8.43), занесенный в Красную книгу России. Издавна считалось, что он может излечить от 99 болезней.

Сейчас женьшень (рис. 38 цв. вкл.) введен в культуру и выращивается в нашей и других странах.

Корень жизни. В одной из многочисленных восточных легенд, посвященных женьшеню, говорится, что он рождается от молнии. На протяжении многих веков восточная медицина приписывала корню женьшеня способность исцелять все болезни. Поэтому К. Линней и дал этому растению научное название *Panax* (греч. пан — все, акос — исцеляющий). Женьшень в переводе с китайского означает «человек-корень», и действительно, его корень напоминает человеческую фигуру.

Помимо женьшеня в медицине применяются **элеутерококк колючий** (*Eleutherococcus senticosus*), **аралия** (*Aralia*), **заманиха** (*Oplopanax elatus*) и ряд других представителей семейства аралиевые. Препараты из них по действию близки к женьшеню. Действующими веществами являются тритерпеновые сапонины, дитерпеноиды.

Семейство зонтичные, или сельдерейные, — Umbelliferae, или Apiales

Это большое семейство насчитывает около 300 родов и 3 500 видов, распространено почти по всему земному шару, особенно в умеренно теплых субтропических областях Северного полушария.

<i>Паспорт семейства</i>	
Количество родов —	300, видов — 3 500
Цветок —	*Ca ₅ Co ₅ A ₅ G ₍₂₎
Распространение —	тропики, субтропики
Жизненная форма —	многолетние травы, изредка кустарники
Листья —	очередные, простые сильнорассеченные на относительно узкие конечные доли
Соцветия —	ботрические, в основном сложные зонтики
Плод —	вислоплодник
Важнейшие роды —	укроп (<i>Anethum</i>), морковь (<i>Daucus</i>), цикута (<i>Cicuta</i>)

Жизненная форма — преобладают многолетние травы, иногда достигающие 3 м высоты (некоторые виды *дудника* — *Angelica* и *борщевика* — *Heracleum*), изредка однолетники, кустарники и виды, образующие плотные подушкообразные дерновины. Стебли часто с полыми междоузлиями. Во всех частях растения нередко имеются секреторные каналы, содержащие эфирные масла и смолистые вещества. Листорасположение очередное. Листья простые, обычно сильнорассеченные (трижды, четырежды) на относительно узкие конечные доли; редко — цельные, цельнокрайние без прилистников; основания листьев часто расширены и образуют влагалище, охватывающее стебель. Особое диагностическое значение уделяется анатомическому строению черешка зонтичных.

Цветки мелкие, правильные, обоеполые, реже однополые; растения однодомные, редко двудомные. Околоцветник двойной, пятичленный. Чашечка состоит из 5 малозаметных или совсем незаметных зубцов; венчик из 5 свободных лепестков, имеющих узкий ноготок, широкий отгиб и загнутой внутрь верхушкой. Тычинок всегда 5, чередующихся с лепестками, прикрепленных к железистому диску. Гинецей ценокарпный, сросшийся из 2 плодолистиков, образующих нижнюю двугнездную завязь. В завязи закладывается по 4 семязачатка, но развиваются только 2 из них. На верхушке завязи располагается *железистый диск*, называе-

мый *подстолбием*. От железистого диска отходят 2 столбика, заканчивающиеся малозаметными рыльцами. Цветки в основном собраны в сложные зонтики. У основания первичных лучей сложного зонтика часто имеются листочки — *обертки*; у зонтиков второго порядка — частные обертки, или *оберточки*.

Плод — особого строения ценокарпий, называемый *вислоплодником*. Он состоит из 2 сухих полуплодиков (мерикарпиев), которые при созревании плода, разделяясь, некоторое время остаются подвешенными (отсюда название вислоплодник) на двураздельной или цельной колонке. *Колонка* образуется на брюшной стороне плодолистиков из проводящих пучков. Некоторые авторы называют колонку *карпофором*. Форма плода, его анатомическое строение являются важными диагностическими признаками в систематике зонтичных. На наружной (спинной) стороне мерикарпия заметны 5 главных, или первичных, ребер, образованных проводящими пучками и окружающей их тканью. В промежутках между первичными ребрами, называемыми *ложбинками*, иногда находятся вторичные ребра — либо мощные, либо слабо выраженные. В общей сложности мерикарпий может насчитывать до 9 ребер. Брюшную сторону мерикарпиев называют *спайкой*, или *комиссурой*. В мезокарпии (среднем слое около-

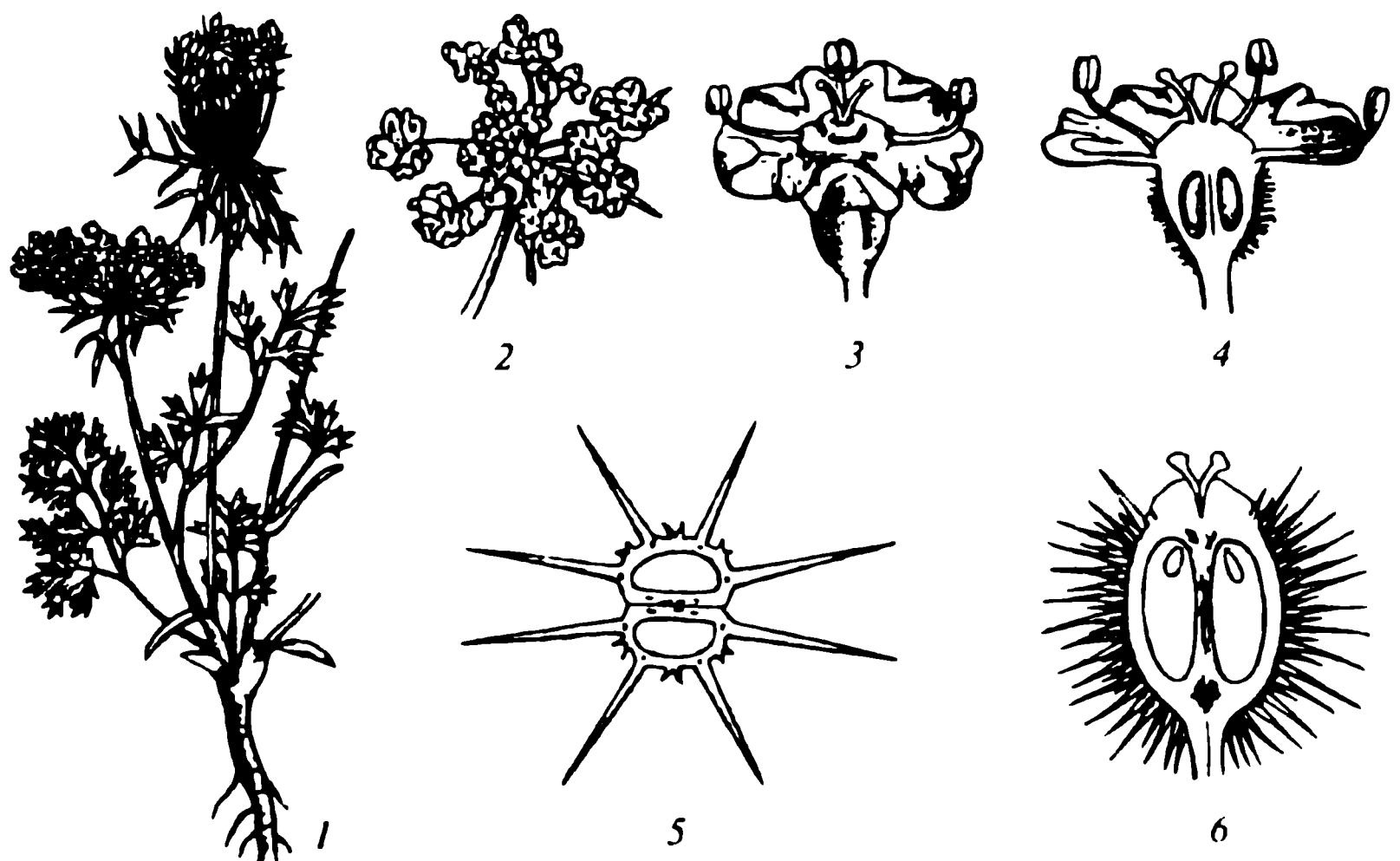


Рис. 8.44. Зонтичные Морковь (*Daucus carota*):

1 — общий вид растения; 2 — отдельное парциальное соцветие (зонтичек); 3 — цветок; 4 — продольный разрез цветка; 5 — плод — вислоплодник (поперечный разрез); 6 — плод в разрезе (продольный срез)

плодника) имеются продольные эфирномасляные секреторные каналы, располагающиеся по одному в ложбинках и по два — со стороны комиссуры. В мерикарпии могут быть хлорофиллоносная паренхима, аэренхима, механические ткани. Семя одно, сросшееся с околоплодником, имеет обильный маслянистый эндосперм и относительно небольшой зародыш. Зонтичные — энтомофильные растения.

Зонтичные высоко ценятся как источники эфирного масла, являются пряными и ароматическими, широко используются в пищу: *тмин* (*Carum carvi*), *анис* (*Pimpinella anisum*), *кориандр*, или *кинза* (*Coriandrum sativum*) (рис. 39 цв. вкл.), *морковь* (*Daucus carota*) (рис. 8.44), *сельдерей* (*Apium graveolens*), *петрушка* (*Petroselinum sativum*), *укроп* (*Anethum graveolens*), *фенхель* (*Foeniculum vulgare*) и др.

У зонтичных из разных частей растения выделены эфирные масла, смолы, кумарины, фурукумарины, хромонокумарины, тритерпеноидные сапонины и ацетиленовые производные. Алкалоиды (например, кониин) найдены в ядовитом зонтичном — *болиголове пятнистом* (*Conium maculatum*).

В медицине используются плоды многих зонтичных (анис, фенхель, тмин, кориандр), входящие в состав сборов, используемых в качестве отхаркивающих, противовоспалительных и желчегонных средств. Эти и ряд других зонтичных широко культивируются. В Средней Азии произрастает *ферула вонючая* (*Ferula foetida*), из которой получают пряность — камеде — смолу, являющуюся средством народной медицины Востока.

Кроме болиголова очень токсичным является *вех ядовитый*, или *цикута* (*Cicuta virosa*), способная вызвать смертельные отравления. Болиголов имеет характерные красноватые пятна на стебле, а вех ядовитый — характерное только для него корневище, имеющее полые камеры, разделенные поперечными перегородками.

Порядок ворсянковые — Dipsacales

Порядок объединяет 7 семейств, из которых наибольший интерес представляют семейства — *жимолостные* и *валериановые*.

Семейство жимолостные — Caprifoliaceae

Семейство включает 15 родов и около 550 видов, распространено в основном в странах умеренного климата Северного полушария и в горных районах тропиков. Отечественные представители семейства — обитатели лесной зоны и горных районов Кавказа и Дальнего Востока.

<i>Паспорт семейства</i>
Количество родов — 15, видов — 550
Цветок — *Ca ₍₅₎ Co ₍₅₎ A ₅ G ₍₃₎ — калина обыкновенная (<i>Viburnum opulus</i>)
Распространение — страны умеренного климата Северного полушария и горные районы тропиков
Жизненная форма — вечнозеленые кустарники, небольшие деревья, кустарнички и травы
Листья — супротивные, простые или сложные (бузина), с прилистниками или без них
Соцветия — цимовидные: кисти, метелки, щитки, но нередко упрощены до одиночных цветков, сидящих в пазухах листьев
Плоды — ягода, костянка, коробочка
Важнейшие роды — жимолость (<i>Lonicera</i>), калина (<i>Viburnum</i>), бузина (<i>Sambucus</i>)

Жизненная форма — листопадные или вечнозеленые кустарники, небольшие деревья, кустарнички и травы. Листорасположение супротивное. Листья простые или сложные (бузина), с прилистниками или без них.

Цветки более или менее зигоморфные или почти актиноморфные, чаще — обоеполые. У калины и ряда близких видов цветки двух типов: обоеполые мелкие цветки занимают центральную часть щитковидного соцветия, и краевые — крупные, яркие — стерильные. Околоцветник двойной. Чашечка образует короткую трубку, срастающуюся с нижней завязью, и имеет пяти-, трехнадрезанный отгиб, отделенный от трубки перетяжкой. Венчик из 3—5 сросшихся лепестков; по форме трубчатый, колокольчатый или колесовидный, нередко двугубый, иногда с мешочковидным вздутием при основании трубки. Тычинок 5, реже 4 (жимолость) или 3 (бузина), прикрепленных к трубке венчика. Гинецей ценокарпный, образованный 3—5 сросшимися плодолистниками. Завязь нижняя, одно-пятигнездная, с одним — многими семязачатками в каждом гнезде. Иногда гинецей становится псевдомонокарпным, т. е. имеет одно гнездо с единственным семязачатком. Длинный столбик обычно заканчивается головчатым или лопастным рыльцем. Соцветия в основном цимовидные: кистевидные, щитковидные, метельчатые, но нередко упрощены до одиночных цветков, сидящих в пазухах листьев.

Плод ценокарпный: чаще ягода или двуйгода (жимолость) (рис. 8.45), у которой при ее формировании срастаются завязи и образуется «двуйгода» или простейшее соплодие, реже — вскрывающаяся коробочка или ценокарпная костянка (бузина), иног-



Рис. 8.45. Жимолостные. Жимолость обыкновенная (*Lonicera xylosteum*):

1 — часть побега с цветками; 2 — плоды; 3 — цветки; 4 — часть побега с плодами

да псевдомонокарпная костянка (калина). Семена относительно небольшие, с обильным эндоспермом.

К жимолостным относится хорошо известная *калина* (*Viburnum opulus*) — небольшое дере-

во с пальчатолопастными листьями и гроздьями красных плодов. Ее культивируют так же, как декоративное растение, из-за шаровидного соцветия, состоящего только из стерильных белых краевых цветков, — это так называемый «бульденеж», или «снежный шар».

Плоды съедобны после заморозков и используются в народной медицине при простудных заболеваниях; экстракты из коры применяют при внутренних кровотечениях.

В некоторых видах жимолостных найдены валериановая кислота, аукубин, сапонины, кумарины и цианогенные гликозиды.

В южных районах европейской части России и Закавказье часто встречается *бузина черная* (*Sambucus nigra*), имеющая черные плоды. Ее высушенные цветки применяют при простудных заболеваниях в качестве потогонного средства; мягкую сердцевину стебля используют для зажимания растительных объектов при приготовлении срезов ручной бритвой. Плоды *бузины черной*, *травянистой* (*S. ebulus*) и др. съедобны, поэтому их можно использовать для приготовления соков и сиропов.

Семейство валериановые — Valerianaceae

Это небольшое семейство насчитывает 13 родов и свыше 400 видов, распространено в основном в умеренной зоне Северного полушария.

Жизненная форма — многолетние травы. В России примерно половина всех растений приходится на род *валериана* (*Valeriana*). Листорасположение супротивное. Листья простые, без прилистников, нередко в той или иной степени расчлененные.

<i>Паспорт семейства</i>	
Количество родов -	13, видов - 4(х)
Цветок — $\uparrow \text{Ca}_{10} \text{ и т. д. } \dots \text{Co}_{(5)} \text{A}_1 \text{G}_{(1)}$	валериана лекарственная (<i>Valeriana officinalis</i>)
Распространение —	умеренная зона Северного полушария
Жизненная форма —	многолетние травы
Листья —	простые, супротивные, без прилистников, нередко в той или иной степени рассеченные
Соцветия —	цимозные щитковидные
Плод —	псевдомонокарпий (семянка с хохолком)
Важнейший род —	валериана (<i>Valeriana</i>)

Цветки обоеполые, но могут быть и однополые; в основном асимметричные, в цимозных щитковидных соцветиях. Околоцветник двойной, пятичленный. Чашечка состоит из 5 лопастей или зубцов, но иногда охватывает нижнюю завязь, редуцируется и превращается в надпестичное кольцо, которое при плодах разрастается. У валериан малозаметные зубцы чашечки превращаются в белый хохолок, способствующий расселению плодов с помощью ветра. Валериановые — энтомофильные растения. Венчик сростнолепестный, с пятилопастным отгибом, трубчатый или воронковидный. В основании трубки венчика с одной стороны имеется мешковидное вздутие, внутри которого находятся волоски. Это вздутие, а также 3 или 4 асимметрично расположенные тычинки делают цветок полностью асимметричным. Нити тычинок прикреплены к трубке венчика и чередуются с его лопастями.

Гинецей в основе ценокарпный, образованный 3 сросшимися плодолистиками, из которых обычно нормально развивается только один, с единственным семязачатком. В силу этого сформировавшийся плод может считаться псевдомонокарпным. Завязь нижняя. Столбик один, простой, завершающийся трехлопастным рыльцем.

Плод ценокарпный с разросшимся прицветным листом (*патриния* — *Patrinia*) или псевдомонокарпный — семянка, обычно снабженная хохолком из волосков (валериана). Семена без эндосперма, с прямым зародышем.

Наиболее известное в России растение этого семейства — *валериана лекарственная* (*V. officinalis*) (рис. 8.46). Это высокий травянистый многолетник с толстым коротким корневищем и придаточными корнями, имеющими характерный запах, что связано с присутствием в них изовалериановой кислоты и ее производных. Листья супротивные, непарноперисторассеченные. Цветки



Рис. 8.46. Валериановые. Валериана лекарственная (*Valeriana officinalis*):
1 — прикорневая часть; 2 — побег с соцветиями; 3 — цветок; 4 — плод семянка, снабженный хохолком

бледно-розовые или бледно-сиреневые, со слабым запахом ванили. Валериану можно встретить в светлых, достаточно увлажненных участках, по опушкам лесов, по берегам водоемов обычно разрозненными особями.

Многие валериановые содержат эфирные изовалериановые кислоты, алкалоиды и иридоиды. Иридоиды характерны для видов валерианы, но отсутствуют у патриний.

Общеизвестно медицинское значение валерианы лекарственной, используемой еще со времен античности в качестве успокаивающего средства. Сходным

действием обладают некоторые виды патриний, нередко используемые в традиционной восточной медицине. Некоторые валериановые, например знаменитый *индийский нард* (*Nardostachys grandiflora*, или *N. jatamansi*), пользующийся с древних времен большой популярностью как лекарственное растение, содержит ароматические вещества и, помимо медицинского применения, использовался в парфюмерии.

ПОДКЛАСС ЛАМИИДЫ — LAMIIDAE

Ламииды — крупнейший по числу видов подкласс, объединяющий 11 порядков, 52 семейства, около 2 400 родов и почти 40 000 видов. Жизненные формы достаточно разнообразны: это и высокоспециализированные деревья, кустарники, полукустарники и травы. Листья чаще простые, без прилистников, с супротивным листорасположением. Ламииды эволюционно произошли от древних представителей подкласса розид. Эволюция цветка двигалась в направлении перехода от актиноморфности к резкой зигоморф-

ности и высокой специализации сростнолепестного, обычно трубчатого околоцветника. Количество членов в околоцветке небольшое и фиксированное. Гинецей всегда ценокарпный и состоит, как правило, из 2 плодолистиков. Завязь верхняя, полунижняя или нижняя.

Порядок горечавковые — Gentianales

Этот большой порядок включает 13 семейств. В их числе — *логаниевые*, *мареновые* — одно из крупнейших семейств цветковых растений, *горечавковые*, *вахтовые*, *кутроовые*, *ластовневые*.

Семейство логаниевые — Loganiaceae

Это небольшое семейство объединяет примерно 20 родов и около 500 видов. распространено преимущественно в тропических и субтропических странах. На территории России дикорастущие представители этого семейства не встречаются.

Паспорт семейства
Количество родов — 20, видов — 500
Цветок — *Ca ₍₅₎ Co ₍₅₎ A ₅ G ₍₂₎ — <i>чилибуха (Strychnos nux-vomica)</i>
Распространение — <i>тропики, субтропики</i>
Жизненная форма — <i>деревья, кустарники или лианы, реже травы</i>
Листья — <i>простые, обычно кожистые, супротивные, часто с мелкими прилистниками</i>
Соцветия — <i>ботрические или цимозные</i>
Плоды — <i>ягода, реже коробочка</i>
Важнейший род — <i>чилибуха (Strychnos)</i>

Жизненной формой являются деревья, кустарники или лианы, реже — травы. Листорасположение супротивное. Листья простые, обычно кожистые, часто с мелкими прилистниками. У многих лиан имеются видоизмененные листья — усики. Цветки правильные, обоеполые; околоцветник двойной, четырех- или пятичленный. Чашечка и венчик спайнолепестные, венчик часто в виде длинной трубки (трубчатый или воронковидный). Тычинки в одинаковом числе с лопастями венчика и прикреплены к трубке венчика или к зеву. Гинецей — ценокарпный, сросшийся из 2, реже 3 или 5 плодолистиков, образующих верхнюю двух- или трехгнездную завязь. Столбик обычно с головчатым или 2—4-



Рис. 8.47. Логаниевые. Чилибуха (*Strychnos nux-vomica*);

1 — часть побега с соцветиями; 2 — плод ягода (на поперечном разрезе); 3 — семя

раздельным рыльцем. Соцветия цимозные или одиночные цветки. Логаниевые в основном энтомофильные растения. Плод ценокарпный — ягода (у рода *стрихнос*), реже коробочка. Се-

мена с эндоспермом (более или менее развитым).

Для семейства характерно наличие алкалоидов, нередко очень ядовитых; найдены иридоидные гликозиды.

Наиболее известен род *стрихнос* (*Strychnos*), включающий 200 видов.

Чилибуха — одно из самых ядовитых растений мира, произрастающее в Индии (рис. 8.47). Особенно ядовиты семена; из них получают алкалоиды стрихнин и бруцин, применяемые в медицине и известные в хронике преступлений. Экстракты из коры некоторых южноамериканских видов (например, *стрихнос* ядовитый — *S. toxifera*) используются индейцами как составная часть парализующего яда кураре для стрел, вызывающего быстрый паралич скелетных мышц при попадании в кровь и не оказывающего никакого действия при прохождении через желудочно-кишечный тракт.

Семейство мареновые — Rubiaceae

Мареновые — одно из крупнейших семейств цветковых, пятое по числу видов среди покрытосеменных. В нем насчитывается почти 500 родов и около 11 000 видов. Распространены они в тропиках и субтропиках, а отдельные представители этого семейства достигают Арктики и Антарктики.

Жизненные формы разнообразны — деревья, кустарники, полукустарники, травы. Мареновые встречаются в различных местообитаниях: во влажных низинных и горных тропических лесах, по берегам рек, опушкам, заболоченным лесам и даже болотам (рис. 8.48). Их можно встретить и в областях с резко выраженным сухим климатом: в пустынях, полупустынях, саваннах и степях.

<i>Паспорт семейства</i>	
Количество родов — 500. видов — 11000	
Цветок — $*Ca_{(4)}Co_{(4)}A_4G_{(2)}$ — подмаренник настоящий (<i>Galium verum</i>)	
Распространение — тропики, субтропики, иногда встречается в Антарктике	
Жизненная форма — деревья, кустарники, полукустарники, травы	
Листья — простые, чаще всего цельные, снабженные прилистниками; супротивные или мутовчатые	
Соцветия — цимозные (есть также растения с одиночными цветками)	
Плод — ценокарпий (коробочка, ягода, ценокарпная костянка, очень часты схизокарпии)	
Важнейший род — подмаренник (<i>Galium</i>)	

Листорасположение супротивное или мутовчатое. Листья простые, чаще всего цельные, с прилистниками. Иногда прилистники внешне неотличимы от листьев (виды марены — *Rubia*, подмаренника — *Galium*). Цветки правильные, обычно обоеполые. Околоцветник двойной, четырех-, пятичленный. Чашечка сросшаяся, более или менее редуцированная; венчик спайнолепестный, трубчатый или воронковидный. Тычинок 4—5 соответственно лопастям венчика; прикрепляются тычиночными нитями к его трубке. Гинецей ценокарпный, сросшийся из 2 плодолистиков. Завязь нижняя, чаще двухгнездная, со многими семязачатками в каждом гнезде. Столбик с головчатым или лопастным рыльцем. При основании столбика часто имеется подстолбие или нектарный диск. Соцветия разнообразные цимозные, типа тирса, реже цветки одиночные. Энтомофильные растения. Плод ценокарпный: коробочка, ягода, ценокарпная костянка, иногда схизокарпии, распадающиеся продольно на мерикарпии. Эндосперм имеется или отсутствует.

Многие мареновые содержат алкалоиды, антрахиноны, антоцианины, кумарины, таниды, иридоиды, ди- и тритерпеноидные гликозиды и другие биологически активные вещества.

В умеренных и холодных областях в основном встречаются многолетние или однолетние травы, широко представленные видами рода подмаренник (*Galium*). В России обычны п. северный (*G. boreale*), п. душистый (*G. odoratum*), п. болотный (*G. palustre*) и некоторые другие.

Представители семейства мареновые имеют большое хозяйственное и экономическое значение. Огромное значение имеет кофейное дерево (*Coffea arabica*), родина которого Эфиопия. Кофе культивируется во всех тропических странах, но больше всего его

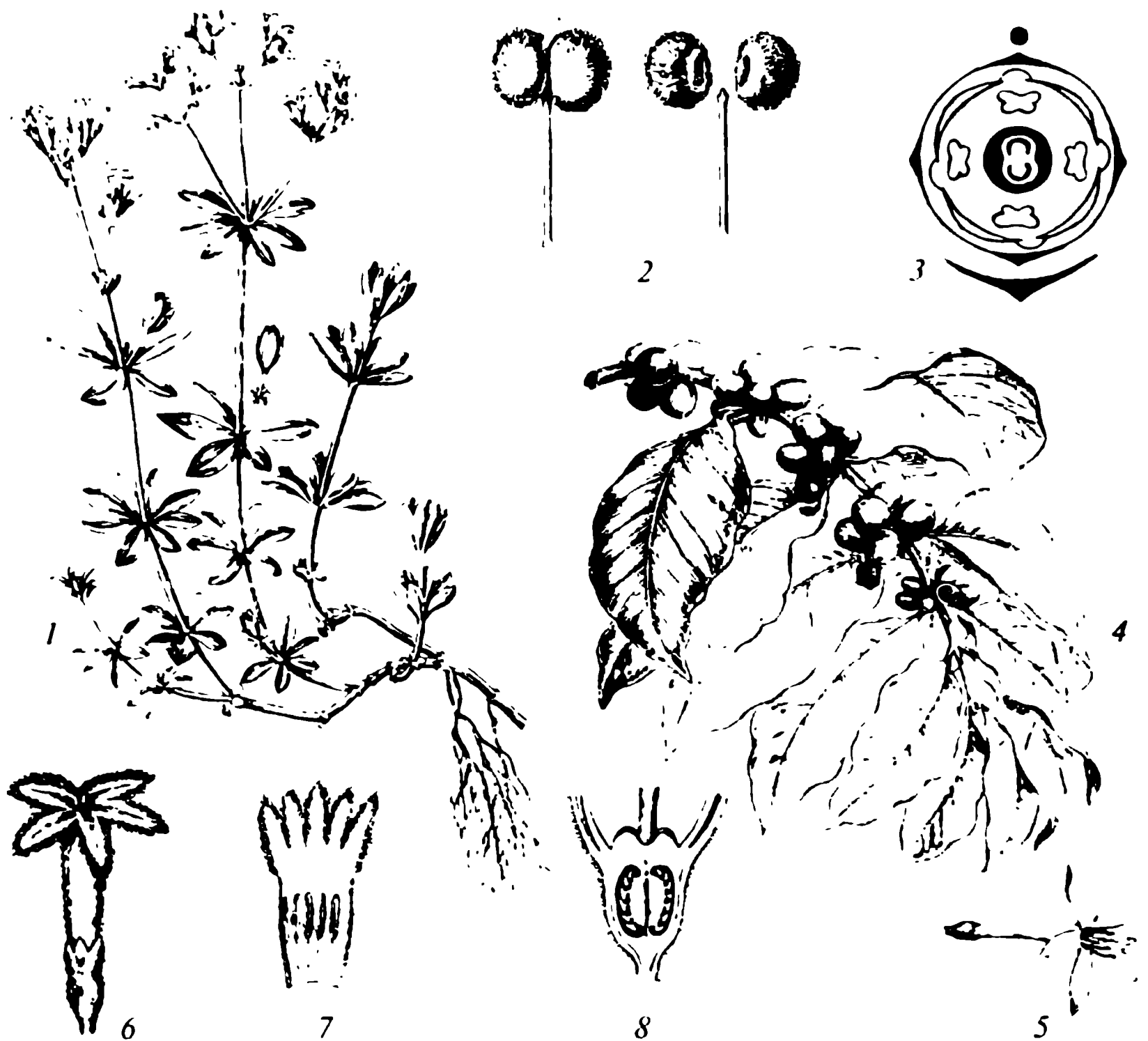


Рис. 8.48. Мареновые:

1 — ясменник душистый (*Galium odoratum*); 2 — плод из двух односеменных мерикарпиев подмаренника цепкого (*G. aparine*); 3 — диаграмма цветка ясменника полевого (*Asperula arvensis*); 4, 5 — плодоносящая ветвь и цветок кофейного дерева (*Coffea arabica*); 6—8 — цветок; он же с развернутой трубкой венчика и завязь в продольном разрезе хинного дерева (*Cinchona officinalis*)

производит Бразилия. Кофейное дерево теневыносливое, обильно цветет и плодоносит, образуя двусеменные костянки, напоминающие вишню. После специальной обработки получают семена, готовые к употреблению, содержащие алкалоид кофеин.

Хинное дерево (*Cinchona officinalis*) произрастает дико в Южной Америке и Андах. Кора хинного дерева является источником алкалоида хинина, который применяется при лечении малярии, так как угнетающе действует на эритроцитарную форму малярийного плазмодия. Несмотря на то что созданы заменители хинина и освоен его синтез, плантации хинного дерева до сих пор остаются в районах тропической Азии.

Ценным лекарственным растением является полукустарник из тропических лесов Бразилии, Колумбии и Центральной Амери-

ки — *рвотный корень*, или *ипекакуана* (*Serphaelis ipescacuana*). Корни этого растения содержат алкалоиды и используются как превосходное отхаркивающее средство. В медицине применяют корни *марены красильной* (*R. tinctorum*) как литолитическое средство. С другой стороны, это одно из самых известных красильных растений. Его используют для окраски ковров в некоторых странах Азии.

Семейство горечавковые — Gentianaceae

Семейство горечавковые насчитывает 1 050 видов, объединенных в 83 рода.

Паспорт семейства
Количество родов — 83, видов — 1 050
Цветок — *Ca ₍₅₎ Co ₍₅₎ A ₅ G ₍₂₎ — <i>золототысячник красный</i> (<i>Gentiana erythrea</i>)
Распространение — умеренная, альпийская зоны, тропики, субтропики
Жизненная форма — травы или полукустарники, реже кустарники или вьющиеся растения
Листья — простые цельнокрайние, без прилистников, супротивные
Соцветия — цимозные
Плод — коробочка
Важнейший род — <i>горечавка</i> (<i>Gentiana</i>)

Жизненная форма — травы, полукустарники, кустарники или вьющиеся растения. Распространены они достаточно широко: в умеренной зоне, альпийском поясе господствуют травы; в тропиках и субтропиках — кустарники и лианы. В Северном полушарии наблюдается основное разнообразие этих видов. Листорасположение супротивное. Листья простые, цельнокрайние, без прилистников. Цветки обоеполые, правильные, часто яркие. Соцветия цимозные. Околоцветник двойной, как правило, 5-, 4-членный. Чашечка спайнолистная, реже раздельнолистная. Венчик спайнолепестный со скрученными в бутоне зубцами. Тычинки в числе лепестков, тычиночные нити прикреплены к трубке или зеву венчика. Завязь верхняя, обычно одногнездная, с большим числом семязачатков. Гинецей ценокарпный, из 2 плодолистиков. Столбик с цельным или двураздельным рыльцем. Плод — коробочка, вскрывающаяся по перегородкам, редко ягода. Семена многочисленные, с эндоспермом. В основном это перекрестноопыляемые растения.

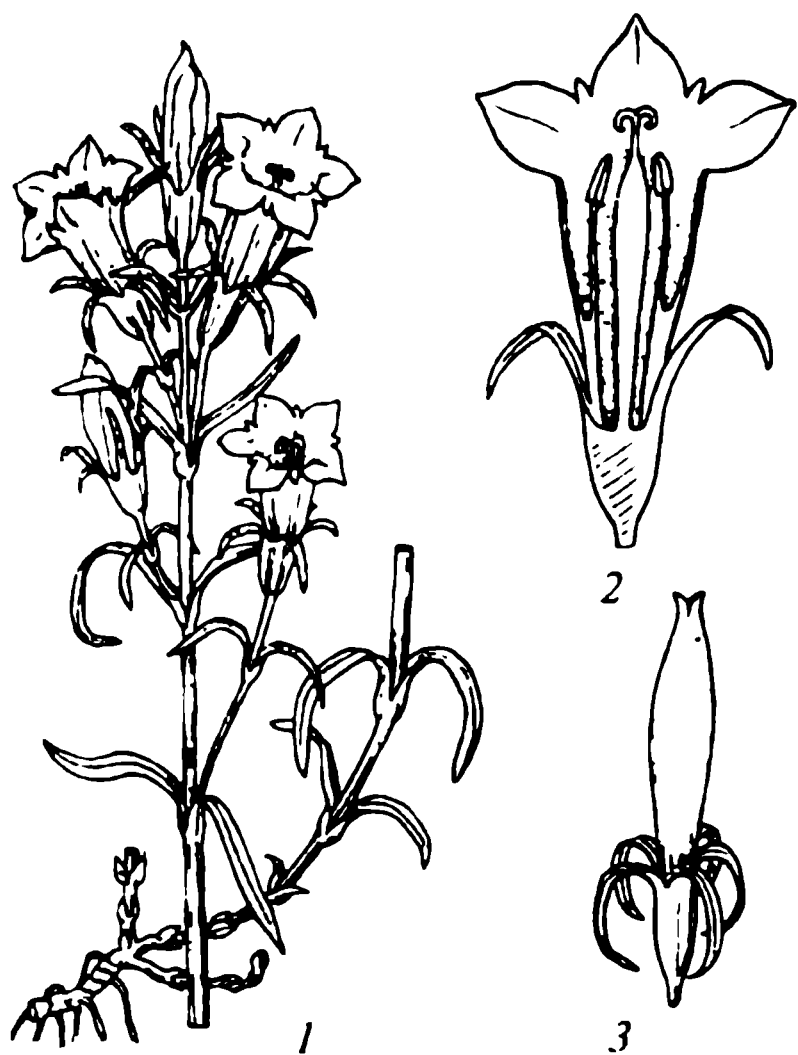


Рис. 8.49. Горечавковые. Горечавка легочная (*Gentiana pneumonanthe*): 1 — верхушка цветущего побега; 2 — цветок в разрезе; 3 — раскрывшийся плод

Горечавковые — крупное семейство, особенно по числу родов. Наиболее крупный род (400 видов) — горечавка (*Gentiana*) (рис. 8.49). Различные виды горечавок особенно характерны для высокогорной Евразии. В Альпах, на Кавказе, в Средней Азии, Сибири они украшают альпийские луга крупными синими или фиолетовыми цветками. Некоторые виды с крупными цветами можно встретить

и на равнинах. Например, сверция многолетняя (*Swertia perennis*) широко распространена по сырым местам и болотам.

В качестве лекарственного растения издавна применяются корень горечавки желтой (*G. lutea*) и трава золототысячника красного (*G. erythraea*) в качестве средства, возбуждающего аппетит.

Семейство вахтовые — Menyanthaceae

Семейство немногочисленное, включает 5 родов и около 590 видов.

Паспорт семейства
Количество родов — 5, видов — 590
Цветок — $*C_{(5)}C_{(5)}A_5G_{(2)}$ — вахта трехлистная (<i>Menyanthes trifoliata</i>)
Распространение — повсеместно
Жизненная форма — многолетние корневищные травы
Листья — простые, без прилистников, очередные
Соцветия — цимозные, в закрытых кистях, или одиночные цветки
Плод — коробочка
Важнейший род — вахта (<i>Menyanthes</i>)

Рис. 8.50. Вахтовые. Вахта трехлистная (*Menyanthes trifoliata*):

1 — цветущее растение; 2 — раскрывающаяся коробочка; 3 — продольный разрез плода; 4 — цветок в разрезе



Основная жизненная форма — многолетние корневищные водно-болотные травы. Несмотря на это, семейство очень широко распространено по всему земному шару. Во всех нетропических областях Северного полушария встречается род *вахта* (*Menyanthes*), содержащий только один вид: *вахта трехлистная* (*M. trifoliata*) (рис. 8.50). Листорасположение очередное. Листья простые, без прилистников, отходящие от горизонтального корневища. У вахты трехлистной листья простые, трехраздельные. Цветки, как правило, обоеполые, правильные, достаточно крупные, ярко окрашенные. Околоцветник двойной, пятичленный. Чашечка из 5 спаянных чашелистиков при основании. Венчик состоит из 5 лепестков, срастающихся в короткую трубку. Тычинок 5, они прирастают основаниями тычиночных нитей к трубке венчика и чередуются с его лопастями. Имеются 5 нектарников. Гинецей ценокарпный, состоит из 2 сросшихся плодолистиков. Завязь верхняя, одногнездная. Столбик с лопастным рыльцем. Соцветия цимозные, в закрытых кистях, или цветки одиночные. Плод ценокарпный: коробочка, вскрывающаяся на верхушке зубцами. Семена многочисленные, с эндоспермом.

Вахтовые содержат горькие гликозиды и алкалоиды. Водные извлечения из листьев вахты трехлистной применяются в медицинской практике в качестве желчегонного средства и для увеличения секреции желудочного сока.

Семейство кутровые — Аросіпасае

Семейство насчитывает около 300 родов и более 1 500 видов.

Паспорт семейства	
Количество родов	- 300, видов — 1 500
Цветок	— *Ca ₍₁₅₎ Co ₍₁₅₎ A ₅ Si ₍₁₂₎ - барвинок малый (<i>Vinca minor</i>)

Распространение — <i>пустыни Африки, саванны Южной Америки</i>
Жизненная форма — <i>древесные лианы, реже деревья, кустарники, кустарнички и многолетние травы</i>
Листья — <i>простые цельные, супротивные, реже мутовчатые или очередные</i>
Соцветия — <i>цимозные или одиночные цветки в пазухе листьев или на верхушке</i>
Плод — <i>двулистовка</i>
Важнейший род — <i>барвинок (Vinca)</i>

Жизненная форма — древесные лианы (в тропиках), реже деревья, кустарники, кустарнички и многолетние травы. Кутровые распространены в засушливых областях Африки и в сухих саваннах Южной Америки (рис. 8.51).

Листорасположение супротивное, реже мутовчатое или очередное. Листья простые, цельные. Цветки обоеполые, актиноморфные, пятичленные (очень редко четырехчленные). Чашечка сростнолистная, рассечена почти до основания. Венчик спайнолепестный, трубчатый, реже блюдцевидный со скрученными в бутоне долями отгиба. Пять тычинок чередуются с долями венчика и нависают сближенными пыльниками над рыльцем в виде конуса. Гинецей ценокарпный или почти апокарпный, из двух, местами сросшихся, плодолистиков. Обычно срастаются столбики плодолистиков. Завязь верхняя. Плод — двулистовка, части которой срастаются основанием и вскрываются по брюшному шву. При более полном срастании листовок плод становится коробочкообразным или цельным, не вскрывающимся. У некоторых прибрежных океанических видов плоды сочные, не вскрывающиеся и могут разноситься водой. Соцветия

различного рода цимозные, реже — цветки, расположенные по одному на верхушках побегов или в пазухах листьев. Семена почти всегда снабжены летучкой из шелковистых волосков или пленчатой каймой. Кутровые — энтомофильные растения. Для всех органов представителей это-



Рис. 8.51. Кутровые. Барвинок малый (*Vinca*):

1 — общий вид растения; 2 — цветок в разрезе; 3 — бутон

го семейства характерно наличие млечного сока (латекса), часто содержащего каучук.

Представители семейства содержат широкий спектр биологически активных веществ: индольные алкалоиды (свыше 500 соединений), сердечные гликозиды (*кендырь* — *Arosunum*, *олеандр* — *Herum*, *строфант* — *Strophantus*), цианогенные гликозиды, лейкоантоцианидины, сапонины, танниды, кумарины, фенолокислоты и тритерпеноиды.

На юге России кутровые представлены родами *кендырь* (*Arosunum* — 2 вида) и *барвинок* (*Vinsa* — 2 — 3 вида). В засушливых областях Африки встречаются своеобразные растения из родов *адениум* (*Adenium*) и *пахиподиум* (*Pachypodium*), имеющие бочонковидные стволы со слабо ветвящимися толстыми побегами на вершине. Перед цветением они обычно целиком сбрасывают листья. Декоративными растениями тропиков являются виды рода *плюмерия* (*Plumeria*), в частности *теветия перуанская* (*Thevetia peruviana*), получившая название «желтый олеандр». Американский вид *кендырь коноплевый* (*Arosunum cannabinum*) и близкие к нему виды из России используются для изготовления грубых тканей и веревок.

Медицинское значение имеют виды рода *раувольфия*. Из корней южноазиатской *раувольфии змеиной* (*Rauwolfia serpentina*) изготавливают лекарственные препараты для лечения гипертонии. Препараты аналогичного действия вырабатывают также из травы *барвинка малого*. Алкалоиды из *катарантуса розового* (*Catharanthus roseus*) используют при лечении лейкемии. Широко используются в медицине сердечные гликозиды, содержащиеся в *строфанте*, *кендыре* и *олеандре*.

Семейство ластовневые — Asclepiadaceae

Семейство включает свыше 250 родов и около 3 000 видов, в основном это растения тропиков.

Паспорт семейства
Количество родов — 250, видов — 3 000
Цветок — *Ca ₍₅₎ Co ₍₅₎ A ₍₅₎ G ₍₂₎ — <i>ластовень сирийский</i> (<i>Asclepias syriaca</i>)
Распространение — <i>тропики</i>
Жизненная форма — <i>многолетние травы, лианы, кустарники и деревья</i>
Листья — <i>простые цельные, с мелкими прилистниками, супротивные или мутовчатые</i>
Соцветия — <i>цимозные</i>
Плод — <i>двулистовка</i>
Важнейший род — <i>обвойник</i> (<i>Periploca</i>)



Рис. 8.52. Ластовневые. Обвойник греческий (*Periploca graeca*):

1 — часть побега с цветками; 2 — продольный разрез цветка

Жизненная форма — многолетние травы (большинство отечественных представителей), лианы, кустарники и деревья. Листорасположение супротивное или мутовчатое. Листья ластовневых простые цельные, с мелкими прилистниками. Цвет-

ки правильные, обоеполые. Околоцветник двойной, пятичленный. Чашечка сростнолистная, почти до основания рассечена. Венчик спайнолепестный, лепестки срастаются на большую часть их длины. Иногда внутри венчика образуются вместилища для нектара. Растения энтомофильные, что отражается в своеобразном строении андроцея и гинецея, а пыльца слипается в особые комочки — *поллинии* — и в таком виде переносится насекомыми-опылителями. Гинецей ценокарпный, состоит из 2 сросшихся только на верхушке (в районе рыльца) плодолистиков. Завязь верхняя. Плод — вскрывающаяся двулистовка с многочисленными семенами. Семена обычно снабжены хохолком из волосков, что способствует их распространению ветром. Соцветия цимозные.

У многих представителей семейства имеется белый латекс (млечный сок), в котором содержатся тритерпеноиды. Кроме того, найдены алкалоиды и цианогенные гликозиды, сапонины и танины.

Практическое значение ластовневых невелико. Декоративную ценность имеет *ластовень сирийский* (*Asclepias syriaca*). На Черноморском побережье Кавказа встречается деревянистая лиана *обвойник греческий* (*Periploca graeca*) (рис. 8.52). Его кора содержит сердечные гликозиды, широко применяемые в медицине. Кора лианы *марсдении кондуранго* (*Marsdenia condurango*) используется при некоторых заболеваниях желудка.

Порядок пасленоцветные — Solanales

Из входящих в порядок 5 очень близких семейств рассмотрим только семейство *пасленовые*, имеющее большое хозяйственное и медицинское значение.

Семейство пасленовые — Solanaceae

Семейство насчитывает 90 родов и 2 900 видов. Пасленовые распространены в тропиках и субтропиках, особенно в Америке, сравнительно немногие роды — в умеренных областях.

<i>Паспорт семейства</i>
Количество родов — 90, видов — 2 900
Цветок — $*Ca_{(5)}Co_{(5)}A_5G_{(2)}$ — картофель (<i>Solanum tuberosum</i>)
Распространение — тропики, субтропики
Жизненные формы — кустарники, травы, лианы, реже деревья
Листья — супротивные, реже очередные, простые цельные, без прилистников
Соцветия — цимозные, а также одиночные цветки
Плоды — ягода, коробочка
Важнейшие роды — паслен (<i>Solanum</i>), томат (<i>Lycopersicon</i>), красавка (<i>Atropa</i>)

Жизненная форма — кустарники, травы, лианы, реже деревья. Листорасположение очередное. Листья простые цельные или рассеченные, без прилистников. Цветки обоеполые, правильные, редко слегка зигоморфные. Околоцветник пятичленный. Чашечка сростнолистная, обычно глубокораздельная, часто остающаяся при плодах. Венчик сростнолепестный с пятьюлопастным колесовидным или воронковидным отгибом. Андроцей, как правило, состоит из 5 тычинок, прикрепленных тычиночными нитями к трубке венчика. Гинецей ценокарпный, из 2 плодолистиков. Столбик с двураздельным или двухлопастным рыльцем, косо расположенным по отношению к медиальной плоскости. Завязь верхняя. Семязачатков много. Плод — ягода или коробочка. Семена с эндоспермом. Соцветия цимозные: завиток или двойной завиток, иногда цветки одиночные.



Рис. 8.53. Пасленовые. Картофель (*Solanum tuberosum*):

1 — общий вид растения; 2 — цветок;
3 — цветок в разрезе; 4 — плод

Пасленовые — в мировой флоре одно из самых важных в экономическом отношении семейств. Все пасленовые богаты алкалоидами, и многие представители семейства ядовиты. Пасленовые обладают специфическим запахом.

Род паслен (Solanum) (рис. 8.53) включает около 1 500 видов (60 % всего семейства). В российской флоре из дикорастущих пасленовых известен лишь один вид — *паслен сладкогорький (Solanum dulcamara)*, не считая сорняков. Это высокий лазающий полукустарник с яйцевидными или ланцетными листьями. Плодами являются ядовитые ярко-красные ягоды. Далеко на север заходит как сорняк небольшое однолетнее растение с черными ягодами — *паслен черный (S. nigrum)*. Исключительное хозяйственное значение имеет *картофель (S. tuberosum)*, родом из Южной Америки.

В Россию картофель попал около 1700 г. и сначала распространялся лишь указами «сверху», так как возделывать его не умели. Массовое разведение его в России началось с 1840-х гг. Пищевое значение картофеля во многих странах очень велико. Неурожай картофеля в Ирландии в середине XIX столетия вследствие поражения его фитофторой вызвал массовую эмиграцию населения в Америку. Интересно, что помимо крахмала клубни картофеля содержат белки с важными для жизни человека аминокислотами. Однако позеленевшие клубни содержат ядовитый глюкоалкалоид соланин. Плодами картофеля являются красные ягоды, также содержащие соланин.

Как сорное встречается растение с грязно-желтыми цветками, с темными жилками в лепестках — *белена черная (Hyoscyamus niger)*. Цветки собраны в соцветие олиственный завиток. Белена очень ядовита. Отравления происходят при случайном поедании (в основном детьми) семян. Плоды белены — коробочки с крышечками, скрытые в чашечках. Ядовитыми растениями являются также *дурман вонючий (Datura stramonium)* и *красавка белладонна (Atropa belladonna)* с черными ягодами, содержащими алкалоид атропин, широко применяемый в медицине.

Карл Линней назвал белладонну именем жестокой богини Атропы, перерезающей нить жизни, — род *Atropa*, а видовой эпитет в названии вида «belladonna» он посвятил древнеримским модницам, которые закапывали сок этого растения в свои глаза и натирали им щеки. Щеки от этого розовели, а глаза с расширенными зрачками приобретали особую выразительность. Сейчас белладонну специально выращивают, чтобы получать болеутоляющие средства. Изготавливаемое из белладонны лекарство атропин в руках врачей не обрывает нить жизни, а только укрепляет ее.

Большое значение имеют такие культурные растения, как *томаты*, или *помидоры (Lycopersicon esculentum)*, происходящие из Южной Америки, *баклажаны (Solanum melongena)* родом из Индии и *красный, или стручковый, перец (Capsicum annuum)* из тропической Америки. Плоды красного перца занимают первое место

среди овощей по богатству витаминами А и С. Такие растения, как *табак* (*Nicotiana tabacum*) и *махорка* (*N. rustica*), культивируют для приготовления различных табачных изделий. Для этого используют высушенные листья растений, содержащие большое количество ядовитого алкалоида никотина. *Табак душистый* (*N. affinis*) с белыми или красными цветами часто разводят в садах как декоративное растение.

Порядок вьюнковые — Convolvulales

Порядок включает 2 семейства — *вьюнковые* и *повиликовые*.

Семейство вьюнковые — Convolvulaceae

Семейство включает 58 родов и около 1 700 видов, распространено по всему земному шару.

<i>Паспорт семейства</i>
Количество родов — 58, видов — 1700
Цветок — *Ca ₍₅₎ Co ₍₅₎ A ₅ G ₍₂₎ — <i>вьюнок полевой</i> (<i>Convolvulus arvensis</i>)
Распространение — <i>повсеместно</i>
Жизненные формы — <i>травы вьющиеся, реже прямостоячие или кустарники</i>
Листья — <i>очередные, простые цельнокрайние, без прилистников</i>
Соцветия — <i>цимозные (дихазальные или цветки одиночные)</i>
Плод — <i>коробочка</i>
Важнейшие роды — <i>вьюнок</i> (<i>Convolvulus</i>), <i>ипомея</i> (<i>Ipomoea</i>)

Жизненная форма — травы (вьющиеся, реже прямостоячие) или кустарники, редко небольшие деревья. Листорасположение очередное. Листья простые цельнокрайние, без прилистников. Часто наличие млечников. Цветки обоеполые, правильные, часто яркие и крупные. Околоцветник пятичленный. Чашечка более или менее свободнолистная, остающаяся. Чашелистики обычно срастаются при основании. Венчик сrostнолепестный, с воронковидным отгибом. Тычинок 5, тычиночные нити прикреплены у основания венчика. Завязь верхняя, обычно двухгнездная, с двумя семязачатками в гнезде, прикрепленными к перегородке. Плод — коробочка, вскрывающаяся по гнездам. Семена с эндоспермом. Цветки одиночные или в дихазальных соцветиях, прицветники нередко образуют покрывало.

Рис. 8.54. Вьюнковые. Вьюнок полевой (*Convolvulus arvensis*):
1 — цветущий побег; 2 — цветок с развернутым венчиком



Вьющимся сорным растением является *вьюнок полевой* (*Convolvulus arvensis*) (рис. 8.54) с довольно крупными бело-розовыми цветами и копьевидно-стреловидными листьями. Крупнейший род тропических стран — *ипомея* (*Ipomoea*) с крупными цветами самой разнообразной

окраски. *Батат* (*I. batatas*) — одно из самых важных крахмалоносных растений тропиков этого рода. Батат называют также «сладким картофелем» из-за высокого содержания сахара в его подземных органах. В настоящее время основной производитель и потребитель батата — Африка. *Ипомея слабительная* (*I. purga*) и *вьюнок скаммоний* (*I. scammonia*) — сильнейшие слабительные средства.

Порядок синюховые — Polemoniales

К порядку относятся травы, иногда деревья с очередным листорасположением, супротивными листьями без прилистников.

Семейство синюховые — Polemoniaceae

Это сравнительно небольшое семейство распространено главным образом в Северной и Южной Америке, Европе и в умеренных областях Азии. Жизненная форма — в основном травы. Листорасположение супротивное или очередное. Листья цельные или рассеченные. Цветки актиноморфные, реже зигоморфные, пятичленные. Чашелистики сращены при основании, венчик четко сростнолепестный (иногда двугубый); андроцей состоит из 5 тычинок, прикрепленных к трубке венчика; гинецей из 3—2 (4) плодолистиков; завязь верхняя. Соцветия цимозные, изредка цветки одиночные. Плод — коробочка.

В нашей стране хорошо известны декоративные растения *флоксы* (*Phlox paniculata*), имеющие большое количество сортов. В Сибири дико растет *P. sibirica* — приземистое, обильно цветущее растение; иногда оно разводится как декоративное на альпийских горках. Менее известна *синюха голубая* (*Polemonium coeruleum*) — высокое травянистое растение, нередко культивируемое у нас. У синюхи оче-

Рис. 8.55. Синюха голубая
(*Polemonium coeruleum*):

1 — общий вид растения; 2 — диаграмма цветка

редные непарноперисторассеченные листья и соцветие из ярко-синих актиноморфных цветков. Околоцветник двойной, пятичленный. Чашечка срастается только в основании, венчик колесовидный. Андроцей из 5 тычинок; гинецей ценокарпный из 3 сросшихся плодолистиков: $*Ca_{(5)}Co_{(5)}A_5G_{(3)}$. Плод — коробочка. Синюха голубая (рис. 8.55) используется как лекарственное и медоносное растение.



Порядок бурачничкоцветные — Boraginales

Порядок объединяет 7 семейств. Одно из них — бурачниковые, достаточно широко представленное во флоре стран СНГ.

Семейство бурачниковые — Boraginaceae

Семейство включает 100 родов и 2 500 видов, распространенных во всех зонах земного шара, особенно в Средиземноморье и притихоокеанской части Северной Америки. Встречается в средней полосе России и даже в тундровой зоне.

Паспорт семейства
Родов — 100, видов — 2 500
Цветок — $*Ca_{(5)}Co_{(5)}A_5G_{(2)}$ — окопник лекарственный (<i>Symphytum officinale</i>)
Распространение — повсеместно
Жизненная форма — травы, кустарники, деревья, иногда лианы
Листья — очередные, простые цельные, без прилистников
Соцветия — цимозные: двойной завиток, тирсы
Плод — ценобий (четырёхорешек)
Важнейшие роды — чернокорень (<i>Cynoglossum</i>), окопник (<i>Symphytum</i>)



Рис. 8.56. Бурачниковые. Бурачник лекарственный, или огуречная трава (*Borago officinalis*):

1 — общий вид растения; 2 — цветок; 3 — развивающийся плод

Жизненная форма — травы, кустарники, деревья, иногда лианы. Листорасположение очередное. Листья простые цельные, без прилистников. Цветки обоеполые, правильные. Соцветия цимозные: двойной завиток, часто собраны в сложные тир-

соидные соцветия. Околоцветник двойной, пятичленный. Чашечка свободная или сростнолистная. Венчик сростнолепестный, с колесовидным или колокольчатым отгибом. Тычинок 5, тычиночные нити прикреплены к трубке венчика. Завязь верхняя, при основании окруженная диском, выделяющим нектар, двухгнездная, четырехгнездная или полностью четырехлопастная, за счет развития продольных перегородок. В каждом гнезде имеется по одному семязачатку. Столбик цельный с головчатым или с двулопастным рыльцем. Плод — дробный ценобий, распадается на 4 орешковидные части (у тропических форм плод — костянка). Семена без эндосперма, редко с эндоспермом. Характерны жесткие щетинистые волоски. Энтомофильные растения.

Наиболее известный представитель этого семейства — *незабудка* (*Myosotis*) с красивыми голубыми и лазурными цветками, встречающаяся вдоль водоемов.

Согласно греческому мифу, богиня Флора спустилась на землю, чтобы одарить цветы именами. Когда она закончила работу и хотела удалиться, услышала слабый голосок: «Ты забыла меня, Флора. Дай и мне имя!». С трудом нашла богиня в буйном разнотравье обиженный маленький голубой цветок. Она назвала его незабудкой и наделила чудесной силой возвращать память тем людям, которые начинают забывать своих близких или свою родину. Мала незабудка, но почитается веками. Во многих странах в ее честь устраивались праздники. В Англии в этом празднике участвовали король и королева, в Германии в день незабудки школьники и студенты занимались неполный день. Во Франции незабудку дарят на память и сохраняют ее как реликвию. А древние кузнецы в соке незабудки закаливали дамасские и толедские клинки, которые были удивительно прочными и одновременно легкими и гибкими.

Характерное растение широколиственных лесов — раннецветущая *медуница неясная* (*Pulmonaria obscura*). В процессе цветения

медуница изменяет окраску венчика — от красной до голубой, что, видимо, воспринимается шмелями-опылителями.

В бурачниковых были обнаружены: фенолокислоты, танниды, нафтохиноны, пиролизидиновые алкалоиды, алантоин.

Хозяйственное и медицинское значение бурачниковых невелико. Из корней *алканна красильной* (*Alkanna tinctoria*) получают буро-фиолетовую краску, которую можно использовать для окраски пищевых продуктов. К декоративным растениям относится *гелиотроп садовый* (*Heliotropium arborescens*) родом из Южной Америки. В медицине применяются виды из родов *чернокорень* (*Cynoglossum*) и *бурачник*, или «огуречная трава» (*Borago officinalis*), листья которой обладают запахом свежих огурцов (рис. 8.56).

Порядок норичникоцветные — Scrophulariales

Порядок объединяет 17 семейств, из которых рассмотрим *норичниковые* и *подорожниковые*.

Семейство норичниковые — Scrophulariaceae

Семейство включает не менее 350 родов и около 5 000 видов, распространено по всему миру, но преимущественно в зоне умеренного климата.

Паспорт семейства
Количество родов — 350, видов — 5 000
Цветок — *Ca ₍₅₎ Co ₍₅₎ A ₅ G ₍₂₎ — <i>коровяк обыкновенный</i> (<i>Verbascum thapsus</i>), ↑Ca ₍₄₎ Co ₍₄₎ A ₂ G ₍₂₎ — <i>вероника дубравная</i> (<i>Veronica chamaedrys</i>); ↑Ca ₍₅₎ Co _(2/3) A ₄ G ₍₂₎ <i>льнянка обыкновенная</i> (<i>Linaria vulgaris</i>)
Распространение — по всему миру
Жизненная форма — преобладают травы, есть кустарники, кустарнички, лианы
Листья — супротивные, очередные или мутовчатые, простые цельные, без прилистников
Соцветия — ботрические, реже цимозные
Плод — вскрывающаяся коробочка
Важнейшие роды — <i>коровяк</i> (<i>Verbascum</i>), <i>вероника</i> (<i>Veronica</i>), <i>наперстянка</i> (<i>Digitalis</i>)

Жизненная форма — травы, иногда полупаразиты, а также лианы, кустарнички и кустарники (рис. 8.57). Листорасположение

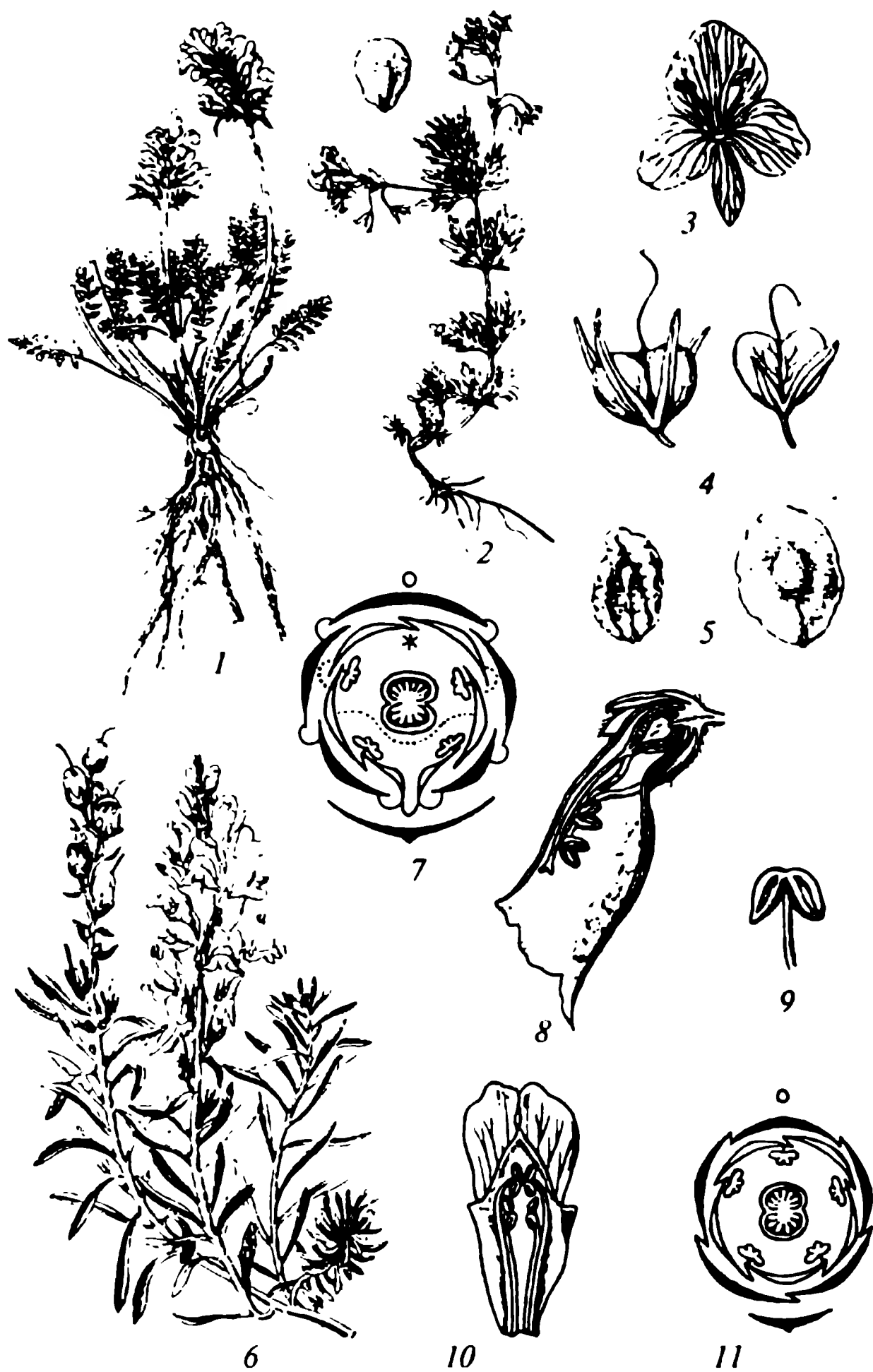


Рис. 8.57. Норичковые:

1 — общий вид мытника (*Pedicularis korolkovii*); 2, 3 — общий вид (2) и венчик с тычинками (3) вероники кавказской (*Veronica caucasica*); 4, 5 — коробочка (4) и семя (5) вероники нителистной (*Veronica filifolia*); 6, 7 — общий вид (6) и диаграмма цветка (7) льнянки (*Linaria vulgaris*); 8, 9 — цветок в продольном разрезе (видны две тычинки из четырех) (8) и тычинка (9) наперстянки пурпурной (*Digitalis purpurea*); 10 — верхняя губа с тычинками львиного зева (*Antirrhinum majus*); 11 — диаграмма цветка коровяка (*Verhascum*)

может быть очередным, супротивным или мутовчатым. Листья простые цельные, без прилистников. Околоцветник двойной, чаще пятичленный, реже — четырехчленный. Чашечка сростнолистная, хотя иногда ее доли могут быть почти свободными (коровяк, ве-

роники). Венчик может быть правильным — *коровяк* (*Verbascum*); с неравными лопастями и трубкой — *вероника* (*Veronica*); двугубым без шпорца — *марьянник* (*Melampyrum*); двугубым со шпорцем — *льнянка* (*Linaria*). Некоторые виды обладают крупными, ярко окрашенными прицветниками, например марьянник «иван-да-марья». Чаше имеется андроцей из 4 тычинок, прикрепленных гычиночными нитями к трубке венчика, две из них длиннее других; может быть из 5 тычинок, как у коровяка (*Verbascum*). Иногда цветки имеют только 2 тычинки, например у вероники (*Veronica*). Гинецей ценокарпный, состоит из 2 сросшихся плодолистиков. Завязь верхняя, двухгнездная, с многочисленными семязачатками. Столбик заканчивается головчатым или двулопастным рыльцем. Плод — вскрывающаяся коробочка. Семена с эндоспермом. Соцветия ботрические, реже цимозные. Норичниковые — энтомофильные растения. Особенно приспособлен к опылению крупными насекомыми двугубый венчик цветков льнянки. Насекомые своей тяжестью отгибают нижнюю губу и получают доступ к нектару на дне трубки венчика.

Около 60 родов этого семейства — полупаразиты лугов, степей и саванн, так как питательные вещества и воду получают из корней растений-хозяев, к которым присасываются, несмотря на то что способны осуществлять фотосинтез. Такими растениями являются представители из родов — *погремек* (*Rhinanthus*), *очанки* (*Euphrasia*). Настоящим паразитом норичниковых нашей флоры является *петров крест* (*Lathraea squamaria*). Он имеет толстые ветвящиеся корневища, покрытые мясистыми чешуями, паразитирует на орешнике и зацветает весной грязновато-красными цветками, собранными в однобокие кисти. После цветения вся надземная часть отмирает.

Среди норичниковых есть декоративные растения, например *львиный зев садовый* (*Antirrhinum majus*) родом из Испании

Согласно греческому мифу, цветок с необычным названием «львиный зев» создала Флора по воле богов в память о первом подвиге Геракла — победе над Немейским львом. Под жарким солнцем цветок открывает свой зев с ярким красным пятном и становится похожим на окровавленную пасть льва.

Среди биологически активных веществ в норичниковых обнаружены сердечные гликозиды (наперстянка), цианогенные гликозиды (льнянка), стероидные и тритерпеновые сапонины, нафтохиноны, антрахиноны, ауруны и иридоиды.

Известным лекарственным растением, содержащим сердечные гликозиды, является *наперстянка пурпурная* (*Digitalis purpurea*). Растение широко используется в медицине при серьезных нарушениях сердечной деятельности. Лекарственны и другие виды этого рода.

Семейство подорожниковые — Plantaginaceae

Небольшое семейство объединяет 270 видов, относящихся к трем родам. Подорожники, будучи сорняками, распространены по всему земному шару.

Паспорт семейства	
Количество родов — 3, видов — 270	
Цветок — $*C_{a(4)}C_{o(4)}A_4G_{(2)}$ — подорожник ланцетный (<i>Plantago lanceolata</i>)	
Распространение — повсеместно	
Жизненная форма — многолетние или однолетние травы, изредка кустарники	
Листья — простые цельные, без прилистников, обычно очередные, реже супротивные, очень часто собранные в прикорневую розетку	
Соцветия — ботрические. реже цимозные	
Плод — вскрывающаяся крышечкой коробочка	
Важнейший род — подорожник (<i>Plantago</i>)	

Жизненная форма — многолетние или однолетние травы, изредка кустарники. Листорасположение очередное, реже супротивное. Очень часто листья собраны в прикорневую розетку. Листья простые, цельные, цельнокрайние, без прилистников.

Цветки небольшие, обоеполые, актиноморфные. Околоцветник двойной, чаще всего четырехчленный. Чашечка сростнолистная, четырехлопастная или четырехраздельная. Венчик сростнолепестный, четырехлопастный, окрашенный или пленчатый. Тычинок обычно 4, прикрепленных тычиночными нитями к трубке венчика. Гинецей ценокарпный, состоит из 2 плодолистиков. Завязь верхняя, двухгнездная или одногнездная. Семязачатки немногочисленные. Столбик с небольшим головчатым рыльцем.

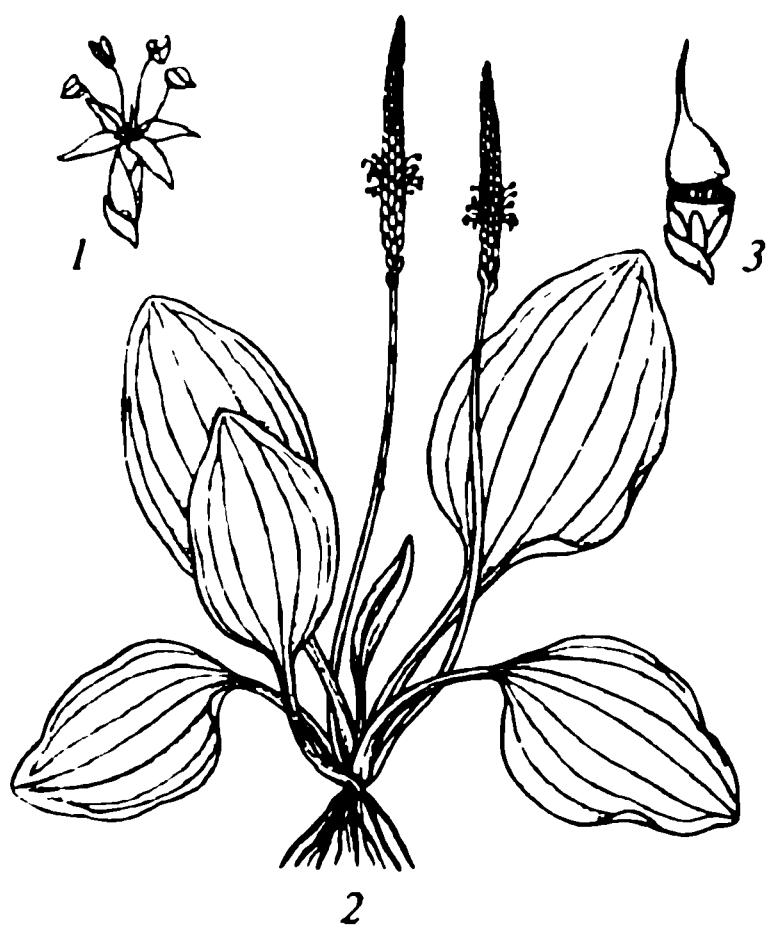


Рис. 8.58. Подорожниковые. Подорожник большой (*Plantago major*):
1 — цветок; 2 — общий вид растения;
3 — вскрывающаяся коробочка

Соцветия верхушечные колосовидные или головки. Растения ветроопыляемые, но иногда встречаются насекомоопыляемые виды. Плод — ценокарпий: коробочка, вскрывающаяся крышечкой. Семена мелкие, с мясистым эндоспермом.

Химический состав подорожников представлен флавоноидами, фенолокислотами, полисахаридами в виде слизи, иридоидами и сахарами.

Подорожники широко известны в медицине. Их используют в качестве ранозаживляющих, противовоспалительных и противоязвенных средств. В основном это препараты из подорожника большого (*P. major*) (рис. 8.58) и п. блошного (*P. psyllium*).

Порядок яснотковые — Lamiales

Порядок объединяет 3 семейства — вербеновые, губоцветные и болотниковые. Здесь рассмотрено наиболее важное в хозяйственном отношении семейство губоцветные.

Семейство яснотковые, или губоцветные, — Lamiaceae, или Labiatae

Семейство объединяет около 5 500 видов из 200 родов, распространено очень широко, но наиболее богато представлено в Средиземноморье.

Паспорт семейства
Количество родов — 270, видов — 5 500
Цветок — $\uparrow C_{(5)}\overline{C}_{(2/3)}A_4G_{(2)}$ — душица обыкновенная (<i>Origanum vulgare</i>)
Распространение — многие регионы, но в основном Средиземноморье
Жизненная форма — травы, полукустарники и кустарнички
Листья — супротивные, реже очередные, простые цельные, без прилистников
Соцветия — сложные цимозные (дихазии в пазухах листьев)
Плод — ценобий
Важнейшие роды — шалфей (<i>Salvia</i>), тимьян (<i>Thymus</i>), лаванда (<i>Lavandula</i>), мята (<i>Mentha</i>)

Жизненная форма — травы, полукустарники и кустарнички (рис. 8.59). Для всех губоцветных характерны четырехгранный стебель и супротивное листорасположение. Листья, как правило, простые цельные, без прилистников. Цветки обоеполые, зиго-



Рис. 8.59. Губоцветные:

1—4 — шалфей луговой (*Salvia pratensis*): внешний вид (1) и продольный разрез цветка (2) с насекомым, нажимающим на стерильные гнезда пыльников (а), 3 — плод (ценобий), 4 — диаграмма; 5, 6 — мята перечная (*Mentha piperita*): верхняя часть цветущего побега и цветок; 7—9 — глухая крапива белая (*Lamium album*): 7 — цветок, 8 — цветок в продольном разрезе, 9 — диаграмма цветка

морфные. Околоцветник всегда двойной. Чашечка сростнолистная, пятизубчатая, правильная или неправильная. Венчик сростнолепестный, обычно двугубый. Лишь немногие губоцветные

имеют почти правильный венчик (например, мята). Крупная средняя доля нижней губы является своеобразной посадочной площадкой для насекомых-опылителей. Андроцей состоит обычно из 4 тычинок, прикрепленных тычиночными нитями к трубке венчика. Пара задних тычинок в основном короче пары передних. Иногда задние тычинки редуцированы (стаминодии), и тогда их число в цветке равно 2 (шалфей). Внутри трубки венчика обычно имеется волосистое кольцо — приспособление для защиты нектара. Гинецей ценокарпный, из 2 плодолистиков. Плодолистик разделяются пополам продольными перегородками, за счет чего верхняя завязь становится четырехгнездной и четырехлопастной. В каждом гнезде находится по одному семязачатку. От оснований лопастей завязи отходит один столбик с раздвоенным рыльцем. При основании завязи есть нектароносный диск. Плод губоцветных — ценобий, распадающийся на 4 орешковидные доли (эремы). Чашечка всегда остается при плодах, а иногда даже разрастается. Семена чаще без эндосперма. Соцветия сложные, цимозные.

Губоцветные — перекрестноопыляемые энтомофилы. У некоторых представителей есть специальные приспособления для перекрестного опыления. Наиболее совершенны эти приспособления у шалфеев, специализированные тычинки которых имеют особое рычажное устройство: когда насекомое (пчелы, шмели) просовывает голову в трубку венчика, гнездо пыльника ударяет по спинке, при этом на нее высыпается пыльца. Далее насекомое переносит пыльцу на рыльце пестика другого цветка.

Для растений семейства губоцветные характерно наличие эфирных масел, накапливающихся в различных железках. Строение железок (рассматривается под микроскопом) является диагностическим признаком сырья. У губоцветных найдены также ди- и тритерпеноиды, сапонины, полифенолы, иридоиды, хиноны, кумарины.

Род *мята* (*Mentha*). Дикорастущие виды мяты характерны для умеренного климата и обычны во влажных местообитаниях.

Аромат мяты ценился в Древней Греции и Древнем Риме. Перед приемом гостей столы натирали листьями мяты, а залы опрыскивали водными настоями из мяты. Считалось, что мятный аромат создает доброе и жизнерадостное настроение, а также возбуждает деятельность мозга, поэтому рекомендовалось носить венки из мяты. Поверье это сохранялось со средневековья, когда студенты, готовясь к экзаменам и диспутам, украшали свои головы венками из мяты

Мята перечная (*M. piperita*) является важнейшей культурой, содержащей в составе эфирного масла ценный терпеноид ментол. Ментол входит в состав многих лекарственных препаратов, а также широко используется в пищевой промышленности.

Род *шалфей* (*Salvia*) насчитывает около 700 видов. Его представители распространены в относительно сухих местообитаниях. Культивируют вид *шалфей блестящий* (*S. splendens*) с огненно-красными цветками как декоративный, украшающий клумбы. В медицине применяют *шалфей лекарственный* (*S. officinalis*): его эфирное масло обладает бактерицидным действием.

В старинных легендах о шалфее говорится как о растении, продлевающем жизнь. В Англии рассказывают о человеке, который питался только хлебом, маслом и шалфеем и прожил сто пятьдесят лет. Шалфеем врачевали еще в Древнем Египте. А Плинию Старшему приписывают слова: «Как может умереть человек, если в саду у него растет шалфей?». Хорошо известно, что полоскание рта настоем шалфея помогает от болезней зубов, десен, горла. Но даже в наше время открываются новые тайны этого растения.

В Молдове, где выращивается мускатный шалфей (*Salvia sclarea*) (именно он придает неповторимый запах одеколону «Шипр»), произошел такой случай. Две заболевшие туберкулезом лошади, на которых ветеринарные врачи уже махнули рукой, без присмотра паслись на поле, куда вывозились остатки после переработки шалфея. Даже лужи на этом поле были темно-зелеными от его настоя. И лошадям полегчало, а когда ветеринар осмотрел их — туберкулеза как не бывало... Так было открыто еще одно целебное свойство шалфея.

Среди губоцветных есть и широко распространенные сорняки, например очень известное растение *глухая крапива*, или *яснотка белая* (*Lamium album*), листья которой похожи на листья крапивы двудомной из семейства крапивных. К полевым сорнякам относятся *чистец однолетний* (*Stachys annua*), *пикульник ладанниковый* (*Galeopsis ladanum*).

Кроме мяты в культуре возделывают такие пряные губоцветные, как *мелисса* (*Melissa officinalis*), *душица* (*Origanum vulgare*) (рис. 40 цв. вкл.), *тимьян* (*Thymus vulgaris*), *базилик* (*Ocimum basilicum*) и эфиромасличное растение *лаванда* (*Lavandula angustifolia* = *L. vera*) — важный компонент ряда духов и одеколонов.

Среди губоцветных, имеющих лекарственное значение, находит применение *пустырник сердечный* (*Leonurus cardiaca*), из травы которого получают препараты седативного действия и понижающие кровяное давление. Гипотензивным действием обладают корни *шлемника байкальского* (*Scutellaria baicalensis*), а кровоостанавливающим — цветки *зайцегуба опьяняющего* (*Lagochilus inebrians*) из Средней Азии.

ПОДКЛАСС АСТЕРИДЫ — ASTERIDAE

Подкласс включает 5 порядков, 13 семейств, около 1 400 родов и 30 000 видов. Наиболее многочисленное семейство слож-

ноцветные включает 90 % всех растений порядка. Это высоко-специализированная группа двудольных растений со сростнолепестным венчиком, нижней завязью из 2 сросшихся плодолистиков.

Порядок колокольчиковые — Campanulales

Порядок включает 7 семейств, наиболее распространенным в России является семейство *колокольчиковые*.

Семейство колокольчиковые — Campanulaceae

Семейство включает 50 родов и около 1 000 видов. Широко распространено на всех материках, но преобладает в Северном полушарии. Многие виды колокольчиков — это обыкновенные луговые растения всей территории России. Встречаются на открытых пространствах: лугах, скалах, осыпях и в светлых лесах.

Паспорт семейства
Количество родов — 50, видов — 1 000
Цветок — $*C_{(5)}C_{(5)}A_5\bar{G}_{(3)}$ — колокольчик круглолистный (<i>Campanula rotundifolia</i>)
Распространение — умеренные и субтропические области, тропики
Жизненная форма — травы или кустарники
Листья — очередные, простые цельные, без прилистников
Соцветия — кисти, тирсы или головчатые, реже одиночные цветки — верхушечные или расположенные в пазухах листьев
Плоды — коробочка, реже ягода
Важнейший род — колокольчик (<i>Campanula</i>)

Жизненная форма — многолетние корневищные травы или полукустарники, редко — деревянистые растения. Листорасположение очередное; листья простые цельные, без прилистников. Цветки обоеполые, пятичленные, актиноморфные или слабо зигоморфные. Чашечка сростнолистная, венчик сростнолепестный, редко раздельнолепестный. Пять тычинок обычно прикрепляются к трубке венчика или к верхушке завязи. Иногда могут срастаться и пыльники. Часто имеется нектарный диск. Гинецей ценокарпный, состоит из 3, реже из 2 или 5 плодолистиков. Завязь нижняя, двух-, — десятигнездная, со множеством семязачатков. Столбик с лопастным рыльцем. Опыляются цветки перепончатокрылыми и

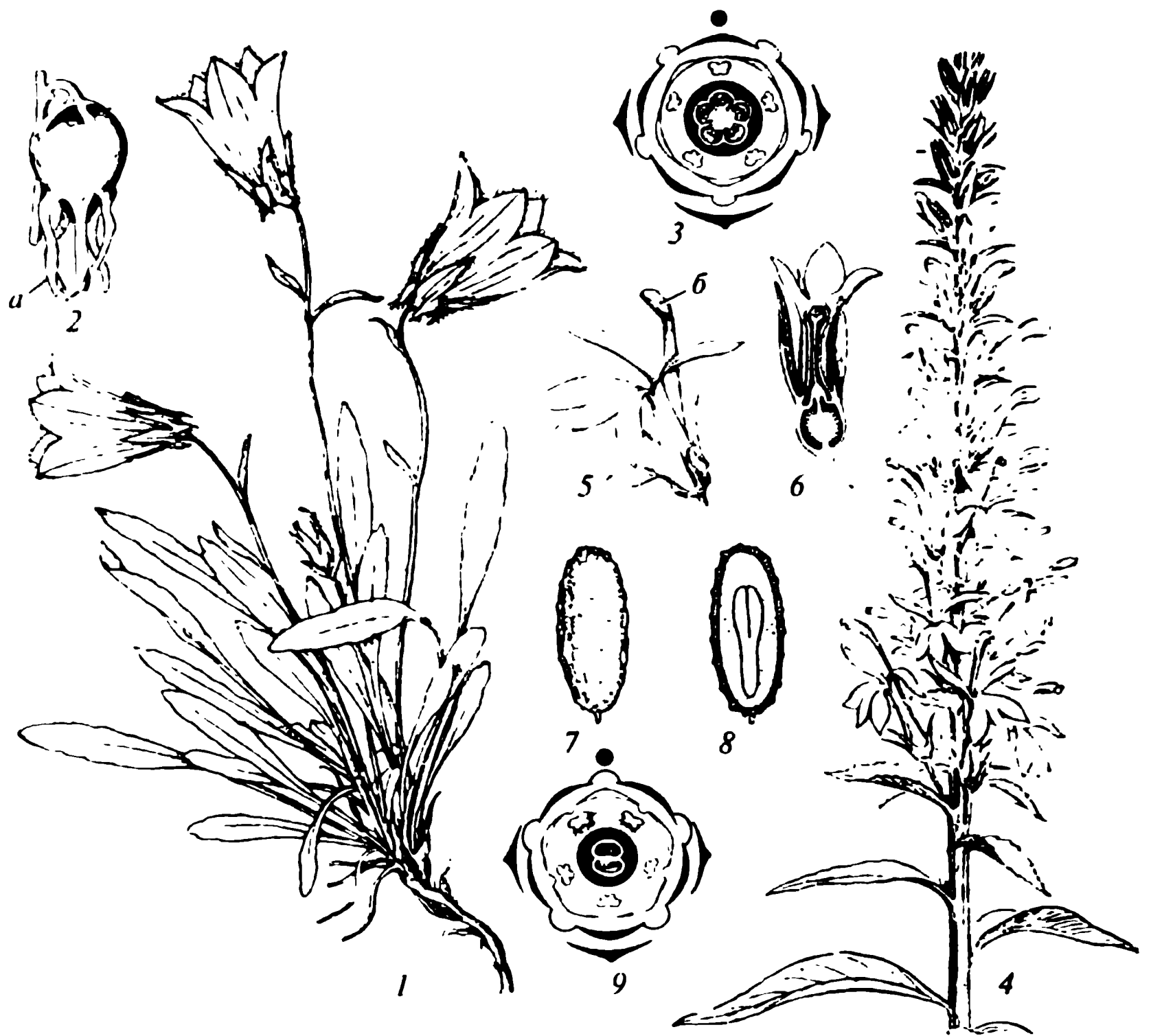


Рис. 8.60. Колокольчиковые:

1 — колокольчик пушистоцветковый (*Campanula dasycantha*); 2 — колокольчик широколистный (*C. latifolia*), вскрывшаяся коробочка (а — остающаяся чашечка); 3 — колокольчик средний (*C. media*), диаграмма цветка; 4, 5 — лобелия ярко-красная (*Lobelia cardinalis*), верхняя часть цветущего побега и цветок (б — андроцей); 6—8 — лобелия вздутая (*L. inflata*): 6 — цветок в продольном разрезе, 7 — семя, 8 — семя в продольном разрезе; 9 — лобелия жгучая (*L. fulgens*), диаграмма цветка до поворота венчика на 180°

двукрылыми насекомыми. Пыльца скапливается на рыльце пестика еще в бутоне, облегчая доступ насекомым к нектарному диску. Плоды ценокарпии: разнообразно вскрывающиеся коробочки, редко — ягоды. Семена без эндосперма. Цветки обычно собраны в кисти, тирсы или головчатые соцветия, реже — цветки одиночные, верхушечные или расположенные в пазухах листьев (рис. 8.60).

Ряд представителей семейства содержит латекс, обычно млечники, а в качестве запасного вещества в корневищах откладывается полисахарид инулин. Характерны и полифенольные соединения.

Хозяйственное значение колокольчиковых невелико. В основном это декоративные красивоцветущие растения: колокольчик персиколистный (*C. persicifolia*), к. широколистный (*C. latifolia*), к. средний (*C. medium*), к. карпатский (*C. carpatica*), к. крупноцветковый (*Platicodon grandiflorum*).

Бубенчик дангшен (*Adenophora dangshen*) считается заменителем женьшеня в китайской медицине.

Порядок астровые, или сrostнопыльниковые, — Asterales, или Synandrae

Порядок включает только одно семейство — сложноцветные. В зависимости от характера цветков в корзинках и образования млечного сока в семействе выделяют два подсемейства (рис. 8.61):

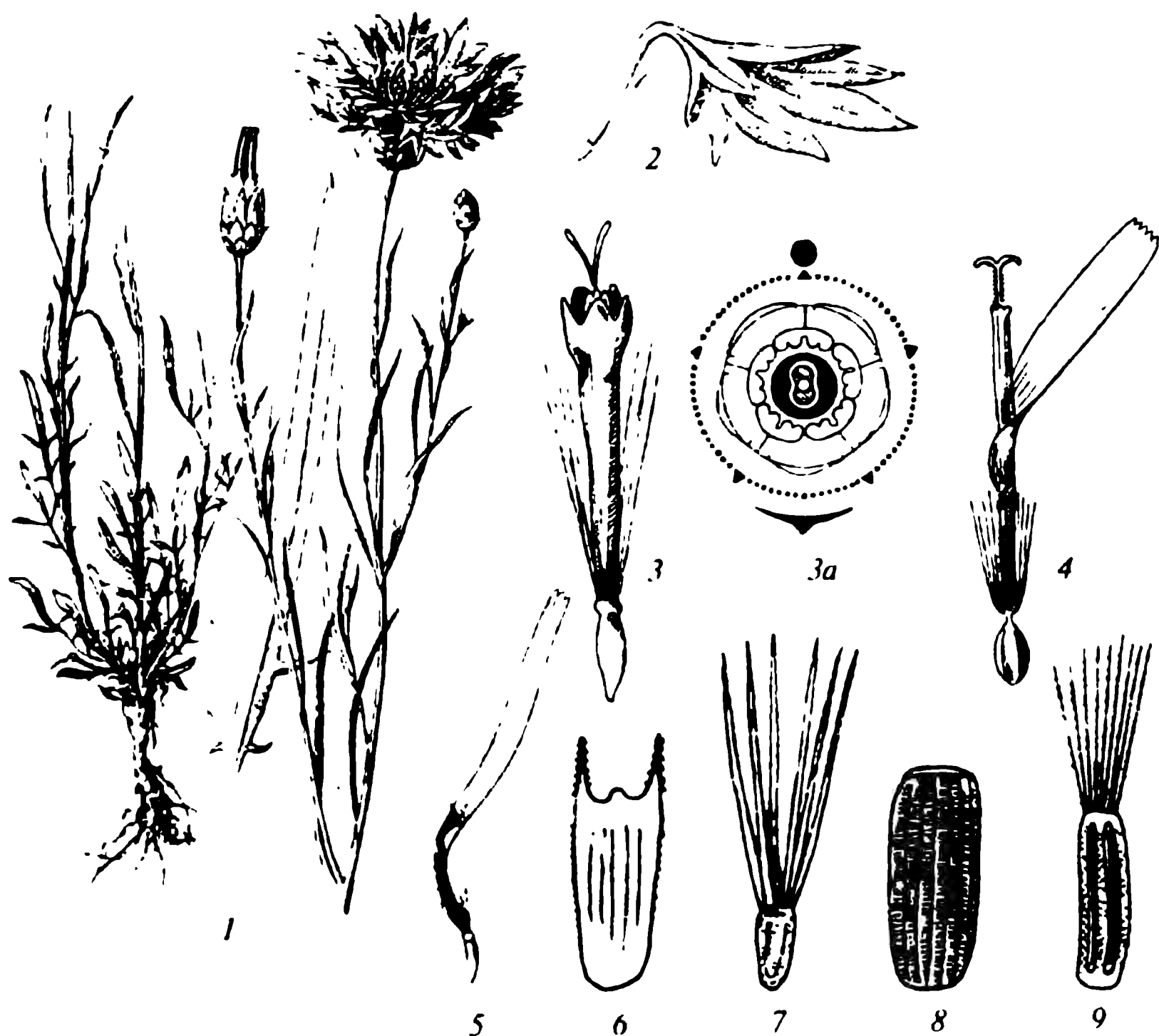


Рис. 8.61. Сложноцветные:

1 — василек синий (*Centaurea cyanus*), 2—5 — цветки: 2 — воронковидный, 3 — трубчатый (3а — его диаграмма), 4 — язычковый, 5 — ложноязычковый; 6—9 — плод семянка. 6 — череды, 7 — гайлардии, 8 — рудбекии, 9 — эмилии

— *подсемейство язычковоцветные* (*Lactacoidae*, *Cichoroideae*, или *Liguliferae*), у которых все цветки в корзинках язычковые; имеется млечный сок;

— *подсемейство трубчаткоцветные* (*Asteroidae*, или *Tubuliferae*) — в корзинках цветки только трубчатые, трубчатые и ложноязычковые, трубчатые и воронковидные; млечный сок отсутствует.

Семейство сложноцветные — *Compositae*, или *Asteraceae*

Это огромное семейство включает более 24 000 видов, объединяемых примерно в 1 200 родов. По числу видов уступает лишь орхидным. Распространено по всему земному шару, во всех климатических зонах, вплоть до тропических. Относительно немного сложноцветных во влажных лесах, а также в гидро- и гигрофильных местообитаниях.

<i>Паспорт семейства</i>
Количество родов — 1 200, видов — 24 000
Цветок — <i>трубчатый</i> : $*C_{a_0}C_{o_{(5)}}A_{(5)}G_{(2)}$ — <i>пижма обыкновенная</i> (<i>Tanacetum vulgare</i>); <i>язычковый</i> : $\uparrow C_{a_{\infty}}C_{o_{(5)}}A_{(5)}G_{(2)}$ — <i>одуванчик лекарственный</i> (<i>Taraxacum officinale</i>); <i>краевой ложноязычковый</i> : $\uparrow C_{a_0}$ или (2) , или $\infty C_{o_{(3)}}A_0G_{(2)}$ — <i>ромашка лекарственная</i> (<i>Chamomilla recutita</i>); <i>краевой воронковидный</i> : $\uparrow C_{a_0\infty}C_{o_{(6-9)}}A_0G_0$ — <i>василек синий</i> (<i>Centaurea cyanus</i>)
Распространение — <i>повсеместно</i>
Жизненная форма — <i>травы, полукустарники, кустарники, иногда лианы, редко деревья</i>
Листья — <i>очередные, реже супротивные, простые цельные или рассеченные, без прилистников</i>
Соцветия — <i>корзинка</i>
Плод — <i>семянka</i>
Важнейшие роды — <i>ромашка</i> (<i>Matricaria</i>), <i>подсолнечник</i> (<i>Helianthus</i>), <i>хризантема</i> (<i>Chrysanthemum</i>)

Жизненная форма — травы, полукустарники, кустарники, иногда лианы, редко деревья. Сложноцветные умеренного климата — это в основном травянистые многолетники и полукустарники. Немало среди них однолетников, особенно в эфемеровых пустынях и сухих предгорьях стран Средиземноморья, Крыма, Кавказа, Средней Азии, а также в саваннах. Листорасположение очередное, реже супротивное. Листья простые цельные или рассеченные, без прилистников.

Цветки обоеполые или раздельнополые, иногда стерильные, актиноморфные или зигоморфные. Чашечка видоизмененная — *паппус* из зубцов, волосков, щетинок, чешуек и т.п., но может и отсутствовать. Паппус у *одуванчика* (*Taraxacum*) представляет собой летательный аппарат из множества волосков на вершине вытянутого носика семянки. У *череды* (*Bidens*) паппус представлен 2—3 щетинками, цепляющимися за одежду человека или шерсть животных. Венчик пятичленный, сростнолепестный, различной формы: трубчатый, воронковидный, двугубый или в виде язычка. Пять тычинок прикреплены тычиночными нитями к трубке венчика. Пыльники срастаются боковыми краями в трубочку, внутри которой проходит столбик пестика. Гинецей состоит из 2 сросшихся плодолистиков, столбик с 2 рыльцами. Завязь нижняя, одногнездная. Плод — семянка. Семена без эндосперма. Нередко имеются млечники, запасное вещество — инулин. Большинство растений опыляются насекомыми, но распространен и апомиксис. Соцветия — корзинки различного типа. Корзинки — элементарные соцветия сложноцветных — в свою очередь часто собраны в сложные соцветия.

Существует два типа корзинок:

из одинаковых цветков, например только из язычковых цветков (у одуванчика) или только из трубчатых цветков (у пижмы);

из разных цветков, например трубчатых и ложноязычковых (у подсолнечника), трубчатых и воронковидных (у василька синего).

Морфологически корзинка соответствует цветку и окружена оберткой (из большего или меньшего числа листочков). Обертки, образовавшиеся из прицветников, функционально соответствуют чашечке и разнообразны по форме, числу рядов листочков и т.д. У рода *репейник*, или *лопух* (*Arctium*), они снабжены крючками, цепляющимися за одежду человека или шерсть животных, что способствует распространению плодов.

Из сложноцветных выделены вещества вторичного метаболизма: сесквитерпены, тритерпеновые сапонины, алкалоиды, кумарины и флавоноиды.

В жизни человека сложноцветные находят достаточно широкое применение. Наиболее существенны следующие направления.

1. Декоративные растения. Всемирную известность завоевали хризантемы и георгины. Многочисленные виды рода *хризантема* (*Chrysanthemum*) еще до нашей эры культивировались в Китае и скоро стали излюбленными цветами. Хризантема — национальный цветок Японии: ее изображение есть на гербах и печатях этой страны. Со времен Великой французской революции хризантемы завоевали Европу, и там ежегодно выводят около 70 новых сортов. Из корзинок *хризантемы цинераролистной* (*Ch. cinerariifolium*) из-

готовили так называемый далматский порошок, который очень эффективен в борьбе с различными домашними насекомыми. Известный род *георгина* (*Dahlia*) насчитывает более 8 000 сортов. У махровых форм срединные трубчатые цветки превращены в ложноязычковые. Среди многих других представителей большое значение имеет также *астра садовая* (*Callistephus chinensis*).

2. Лекарственные растения. Наиболее известна *ромашка лекарственная* (*Matricaria recutita*), препараты из которой обладают бактерицидным и противовоспалительным действием. *Сушеницу болотную* (*Gnaphalium uliginosum*) применяют при язвенных болезнях желудка. Из *ноготков* (*Calendula officinalis*) делают популярную настойку для полосканий, а также мазь. Гомеопатическим средством при различных поражениях является настойка арники, изготавливаемая из корзинок и корневищ горного европейского вида *арника горная* (*Arnica montana*). «Цитварное семя» — мелкие корзинки *полыни цитварной* (*Artemisia cina*) из полупустынь Средней Азии богаты сапонином и применяются как глистогонное средство. Горечи *полыни горькой* (*Art. absintium*) используются в качестве средства, стимулирующего аппетит. Листья *мать-и-мачехи* (*Tusilago farfara*) известны как активное отхаркивающее средство.

3. Овощные и масличные растения. Важное значение имеет *подсолнечник* (*Helianthus annuus*) североамериканского происхождения. В России впервые научились отжимать масло и вывели многие сорта, разводимые сейчас в Америке. У некоторых отечественных сортов диаметр корзинок может достигать 60—65 см, а масличность — до 60 %. В качестве наиболее известного заменителя кофе или добавления к нему используют измельченные корни *цикория* (*Cichorium intybus*). Это растение с ярко-голубыми корзинками произрастает обычно на мусорных местах, особенно вдоль железных дорог.

4. Каучуконосы. Много каучука содержится в млечном соке *кок-сагыза* (*Taraxacum kok-saghyz*) и *тау-сагыза* (*Scorzonera tau-saghyz*). В Мексике для получения каучука в культуру вводилась *гваюла* (*Parthenium argentatum*). В настоящее время каучуконосы — сложноцветные не имеют никакого значения. Продуктивность каучуковых деревьев из семейств тутовых и молочайных намного выше и, кроме того, хорошо налажено производство синтетического каучука.

КЛАСС ОДНОДОЛЬНЫЕ — MONOCOTYLEDONES, ИЛИ LILIOPSIDA

Класс однодольные подразделяется на 4 подкласса и включает 37 порядков, 122 семейства, около 3 100 родов и 63 000 видов.

ПОДКЛАСС ЛИЛИИДЫ — LILIOIDEAE

Этот самый крупный подкласс однодольных включает 21 порядок, 96 семейств, около 2 700 родов и более 56 000 видов.

Порядок лилиецветные — Liliales

К порядку относится 9 семейств, из которых наиболее крупными и значимыми являются *мелантиевые*, *ирисовые* и *лилейные*.

Семейство мелантиевые — Melanthiaceae

Семейство насчитывает 47 родов и около 400 видов, распространено по всему земному шару. Жизненная форма — многолетние корневишные, клубнелуковичные или луковичные травы. Цветки обоеполые, актиноморфные в кистевидных соцветиях, реже — цветки одиночные. Околоцветник простой, листочки околоцветника свободные или частично сросшиеся в короткую трубку. Андроцей обычно состоит из 6 тычинок, а гинецей — из 3 почти свободных плодолистиков. Плоды — многолистовка или коробочка.

Известными представителями семейства являются *чемерица Лобеля* (*Veratrum lobelianum*) (рис. 8.62) и *безвременник осенний* (*Colchicum autumnale*) с крупными привлекательными розовыми цветками, появляющимися поздней осенью.

Мелантиевые являются ядовитыми растениями, так как содержат алкалоиды и могут вызывать отравления у животных. Алкалоид колхицин является митотическим ядом, так как препятствует нормальному расхождению хромосом при делении клеток.

Препараты из *безвременника великоленного* (*C. speciosum*) способны задерживать рост опухолевых новообразований.



Рис. 8.62. Мелантиевые. Чемерица Лобеля (*Veratrum lobelianum*):

1 — общий вид растения; 2 — плод.
3 — цветок

Семейство лилейные — Liliaceae

Семейство насчитывает 10 родов и около 470 видов, распространено главным образом в умеренных областях Западной и Восточной Азии и в Гималаях.

<i>Паспорт семейства</i>
Количество родов — 10, видов — 470
Цветок — $*P_{3+3}A_{3+3}G_{(3)}$ — гусиный лук желтый (<i>Gagea lutea</i>)
Распространение — умеренные и субтропические области Северного полушария
Жизненная форма — многолетние травянистые луковичные или клубнелуковичные
Листья — очередные, простые линейные
Соцветия — ботрические: кисть, зонтик, или одиночные цветки
Плод — вскрывающаяся коробочка
Важнейшие роды — лук (<i>Gagea</i>), тюльпан (<i>Tulipa</i>), лилия (<i>Lilium</i>)

Жизненная форма — многолетние травянистые луковичные растения (рис. 8.63). Лилейные — геофиты, зимующие в стадии подземного органа — луковицы, где находятся почки возобновления. Строение луковиц достаточно разнообразно: они могут быть

однолетними или многолетними. У однолетних луковиц в пазухах листьев образуются выводковые луковички. Большинство луковиц имеют особые вытягивающие (контрактильные) толстые корни, которые при высыхании укорачиваются и вытягивают луковицу на значительную глубину. Многие представители — эфемероиды. Они быстро проходят фазы вегетации, цветения и

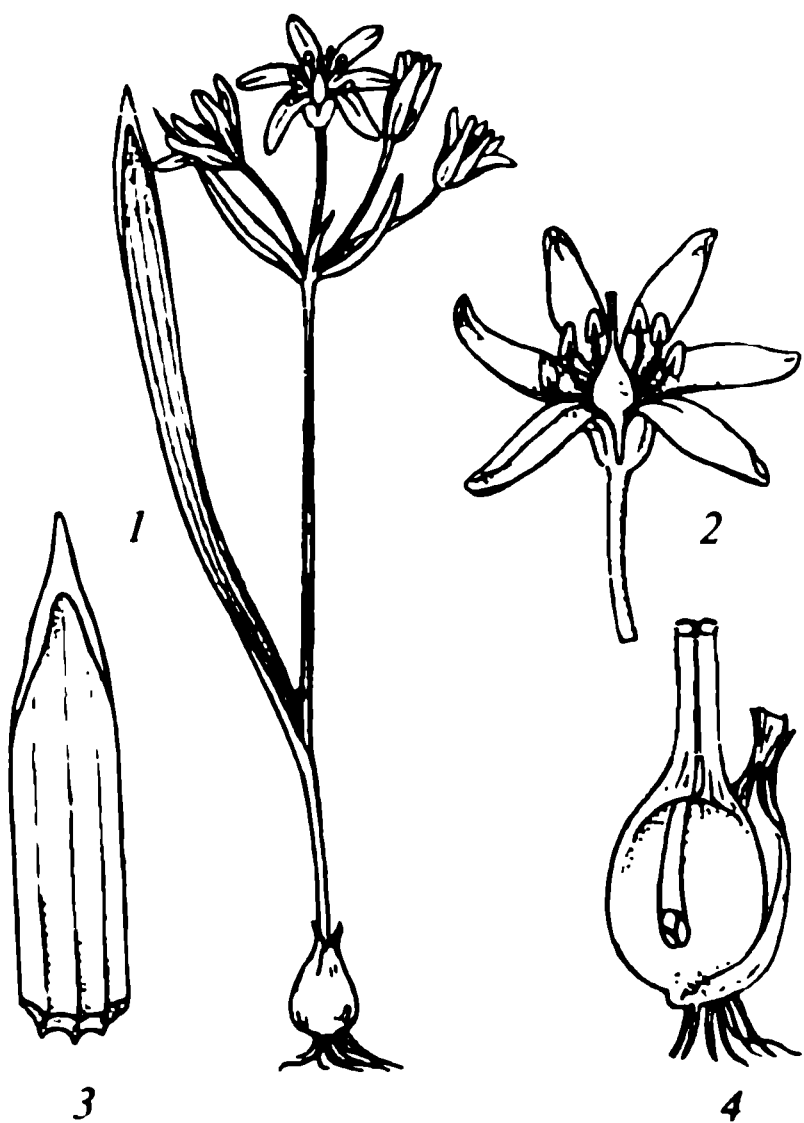


Рис. 8.63. Лилейные. Гусиный лук желтый (*Gagea lutea*):

1 — общий вид растения; 2 — цветок; 3 — верхушка листа; 4 — луковица в разрезе



Рис. 1. Верхушечная меристема побега:

1 — конус нарастания; 2 — зачатки листьев; 3 — зачаток боковой почки

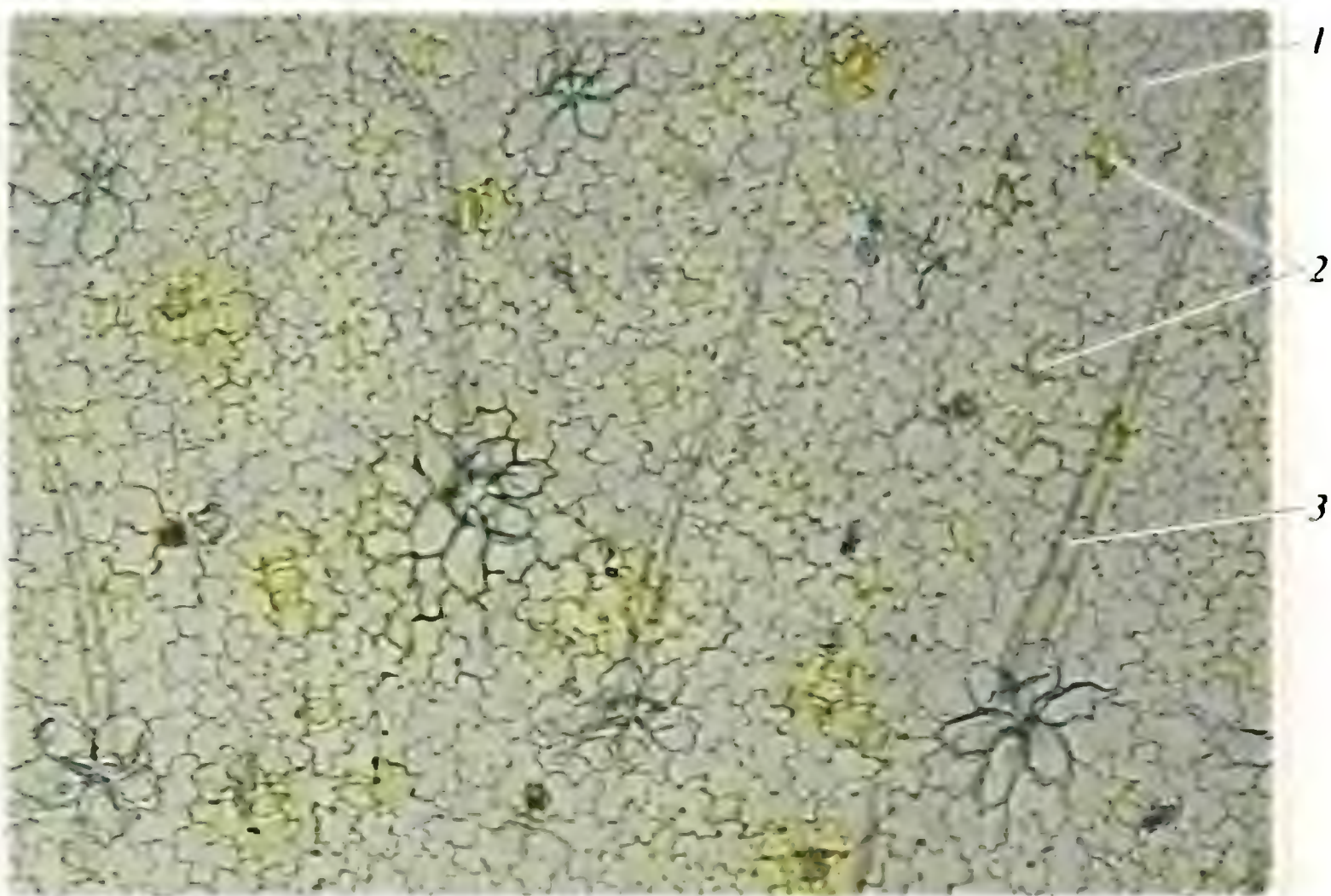


Рис. 2. Эпидерма листа двудольного растения (герань):
 1 — собственно эпидермальные клетки; 2 — устьица; 3 — простые волоски



Рис. 3. Перидерма и чечевичка (стебель бузины):
 1 — остаток эпидермы; 2 — выполняющая ткань чечевички; 3 — перидерма:
 3а — пробка; 3б — феллоген; 3в — феллодерма

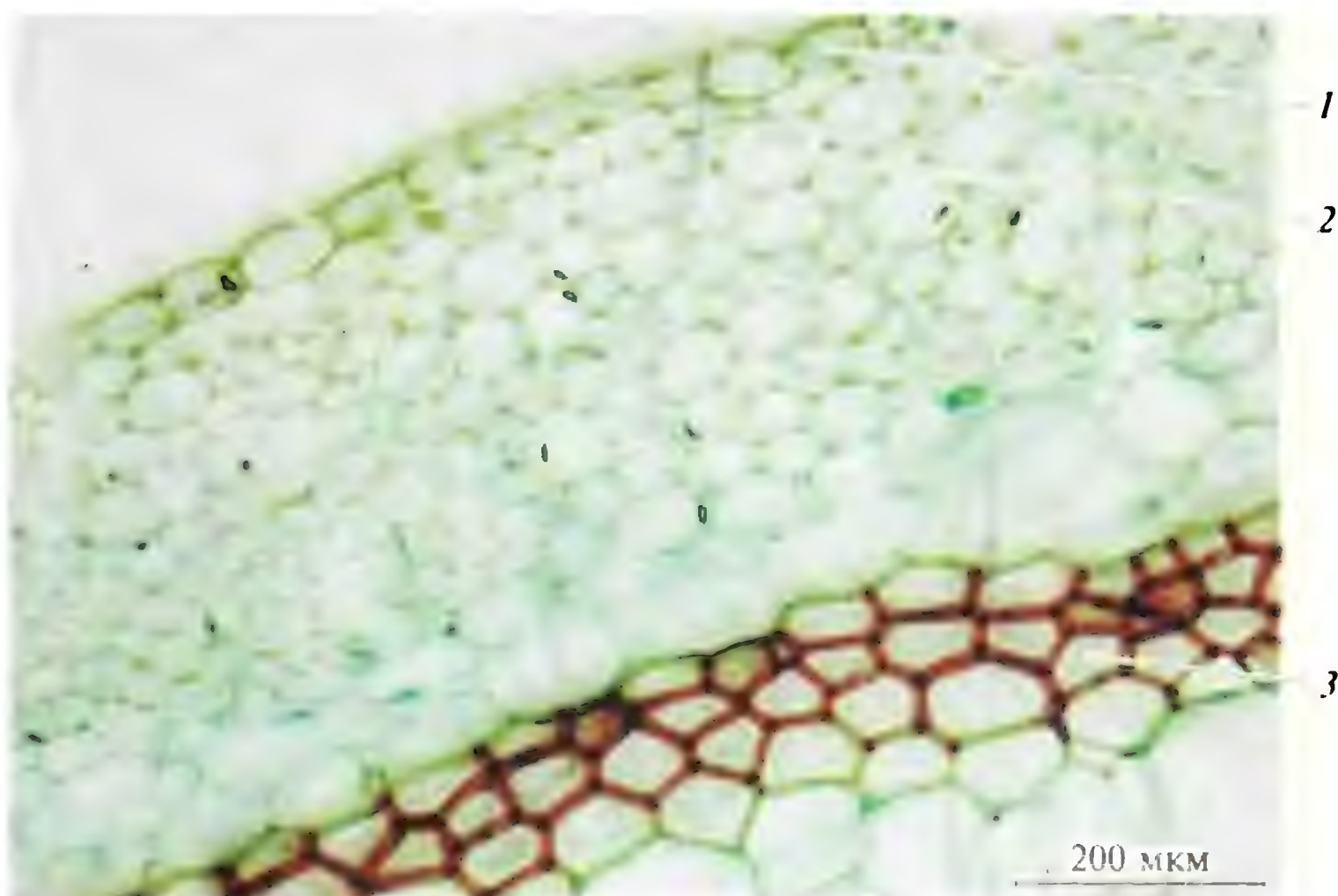


Рис. 4. Покровная и механические ткани (в стебле тыквы):
 1 — эпидерма; 2 — уголковая колленхима; 3 — склеренхима

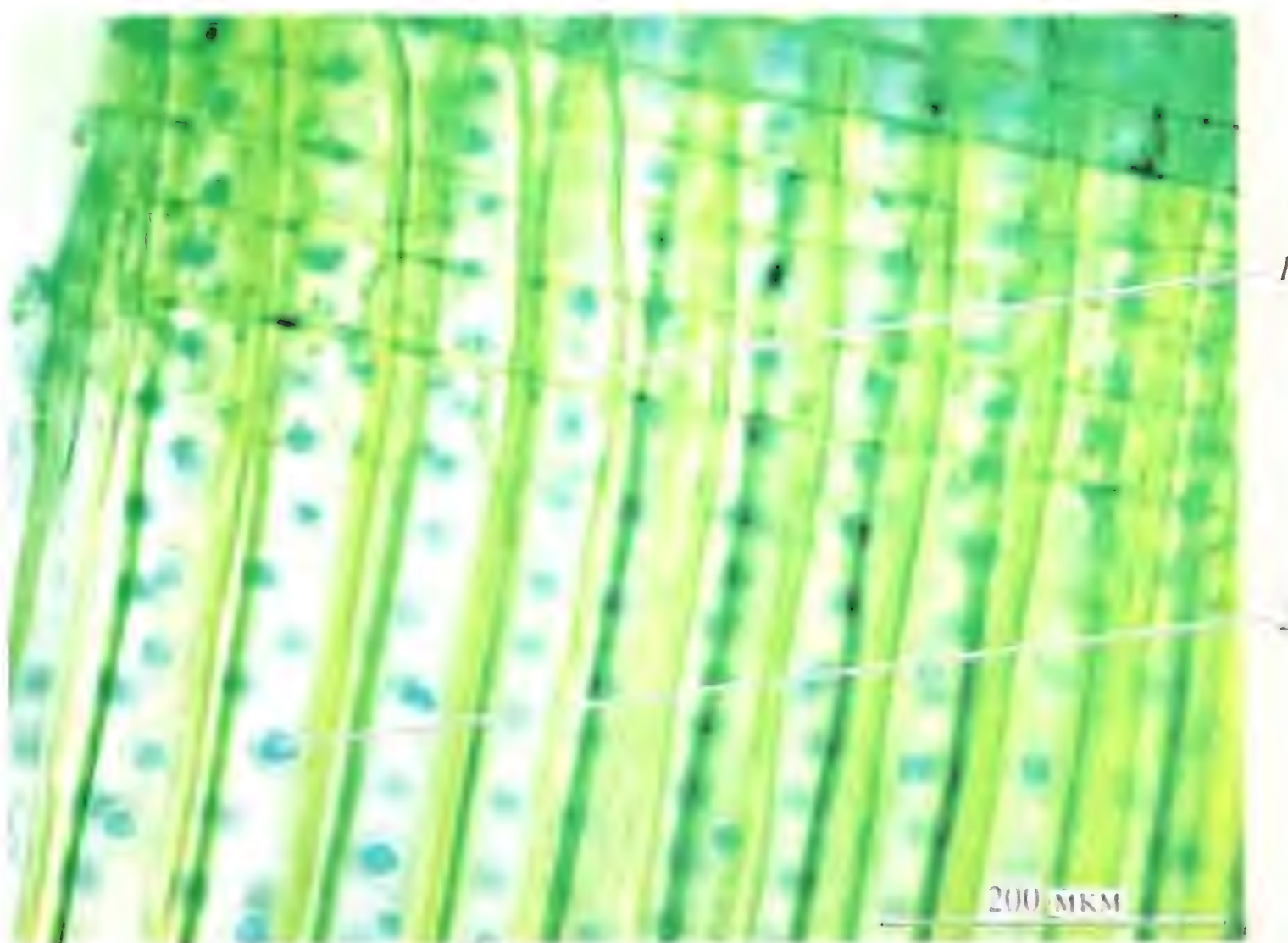


Рис. 5. Трахеиды (продольный срез сосны):
 1 — клетка трахеиды; 2 — окаймленная пора

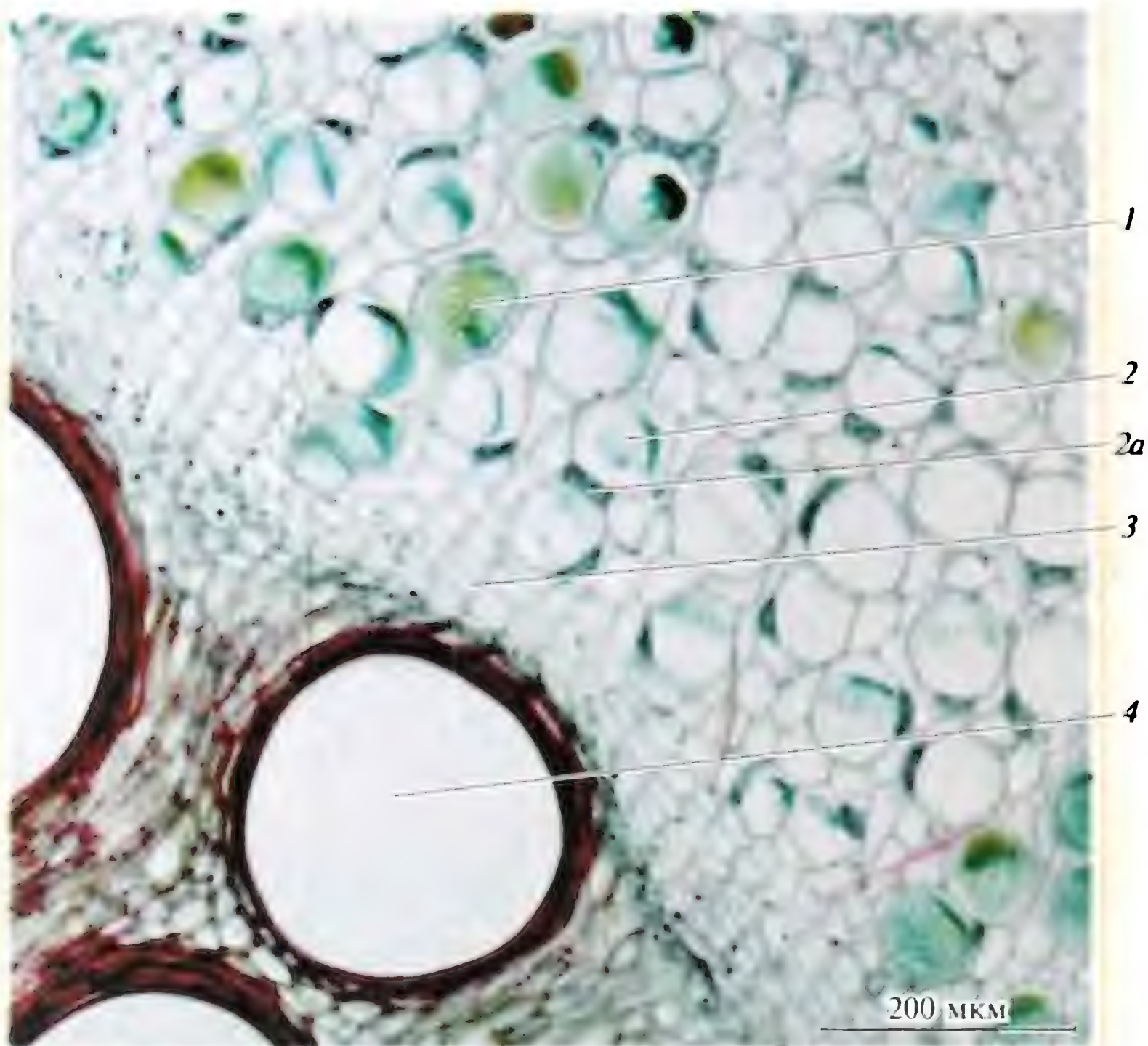


Рис. 6. Составные части биколлатерального пучка стебля тыквы:
 1 — перфорационная пластинка ситовидной трубки; 2 — ситовидная трубка;
 2a — клетка-спутница; 3 — камбий; 4 — сосуд ксилемы

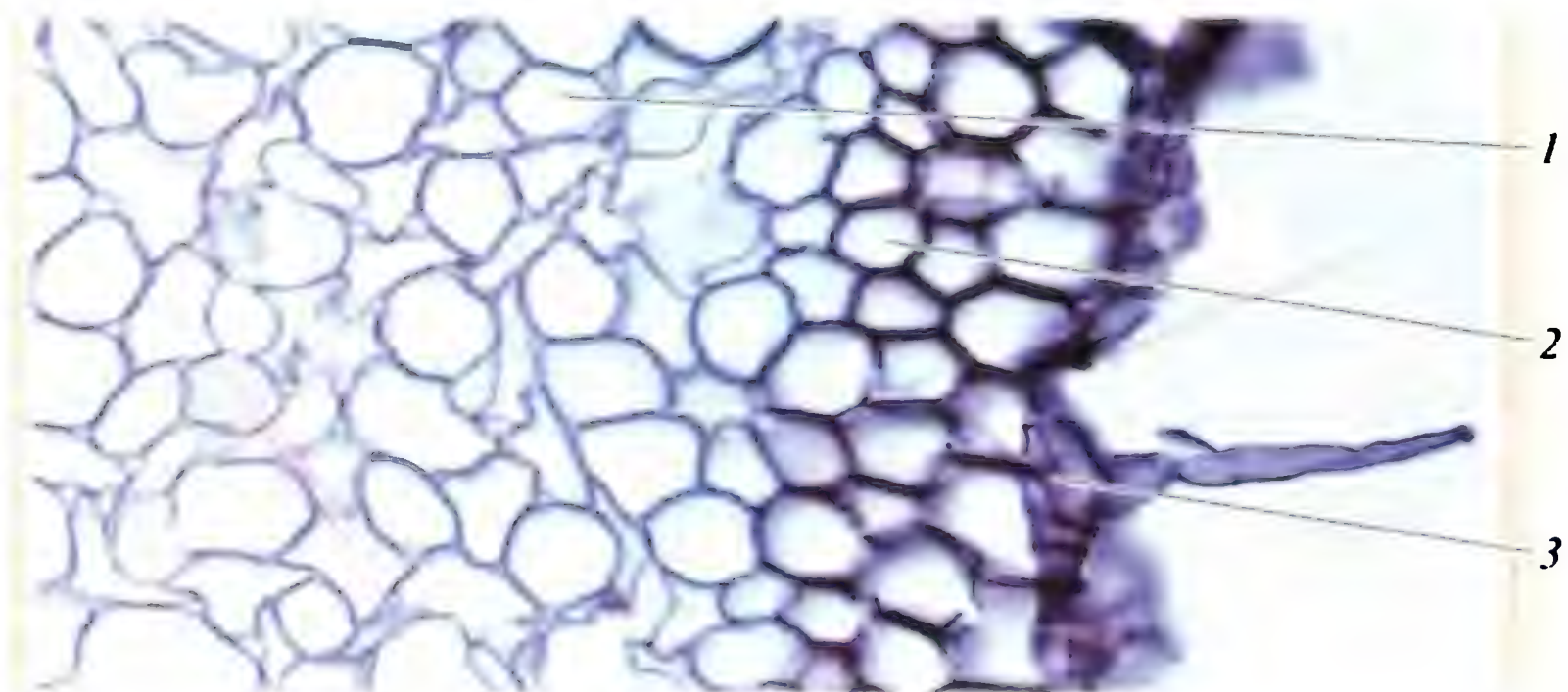


Рис. 7. Ризодерма корня:
 1 — паренхима первичной коры; 2 — экзодерма; 3 — ризодерма с волоском

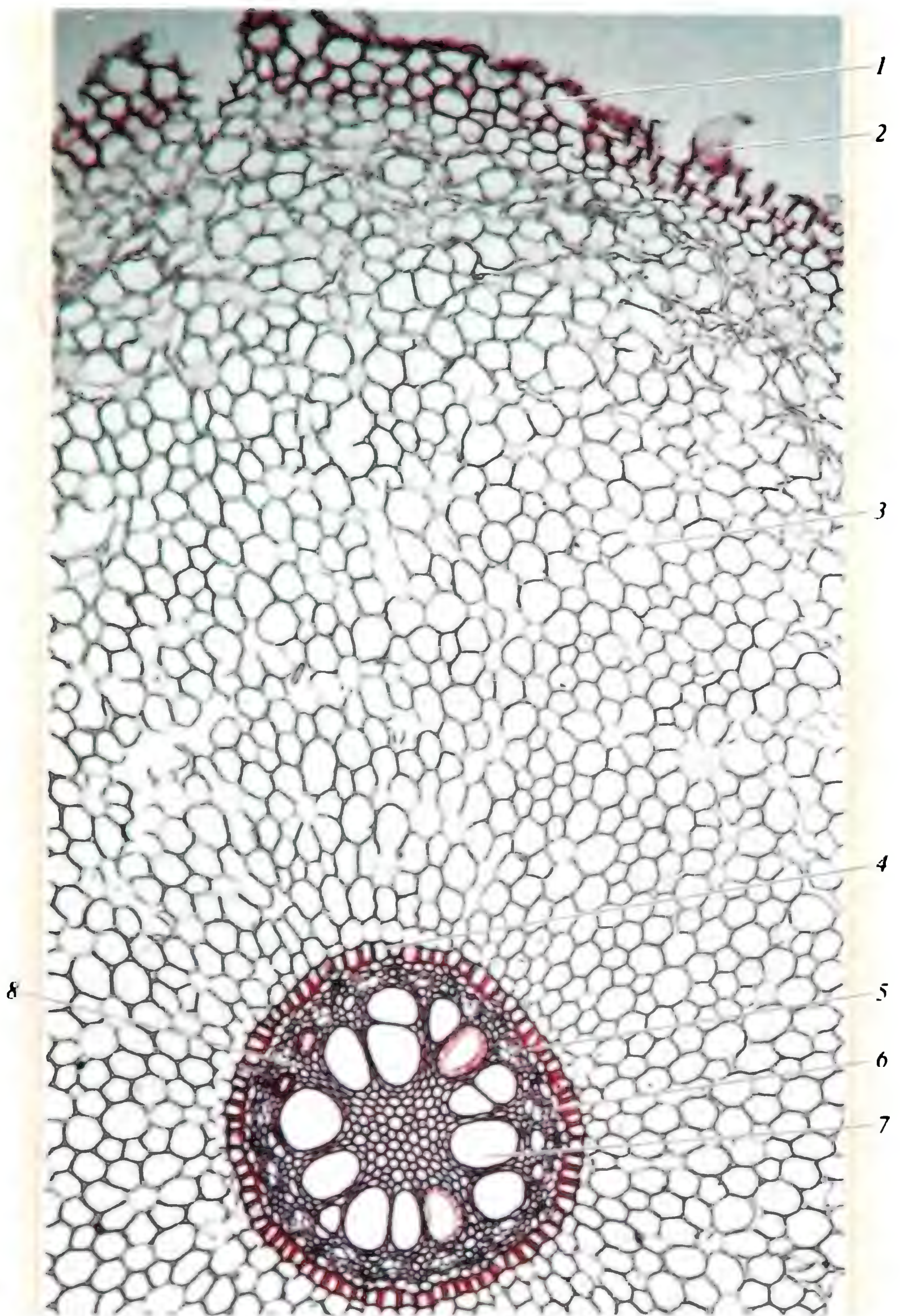


Рис. 8. Первичное строение корня ириса (общий план):

1 — экзодерма; 2 — остатки ризодермы; 3 — паренхима первичной коры; 4 — пропускная клетка эндодермы; 5 — эндодерма с подковообразными утолщениями; 6 — перицикл; 7 — сосуды ксилемы; 8 — флоэма

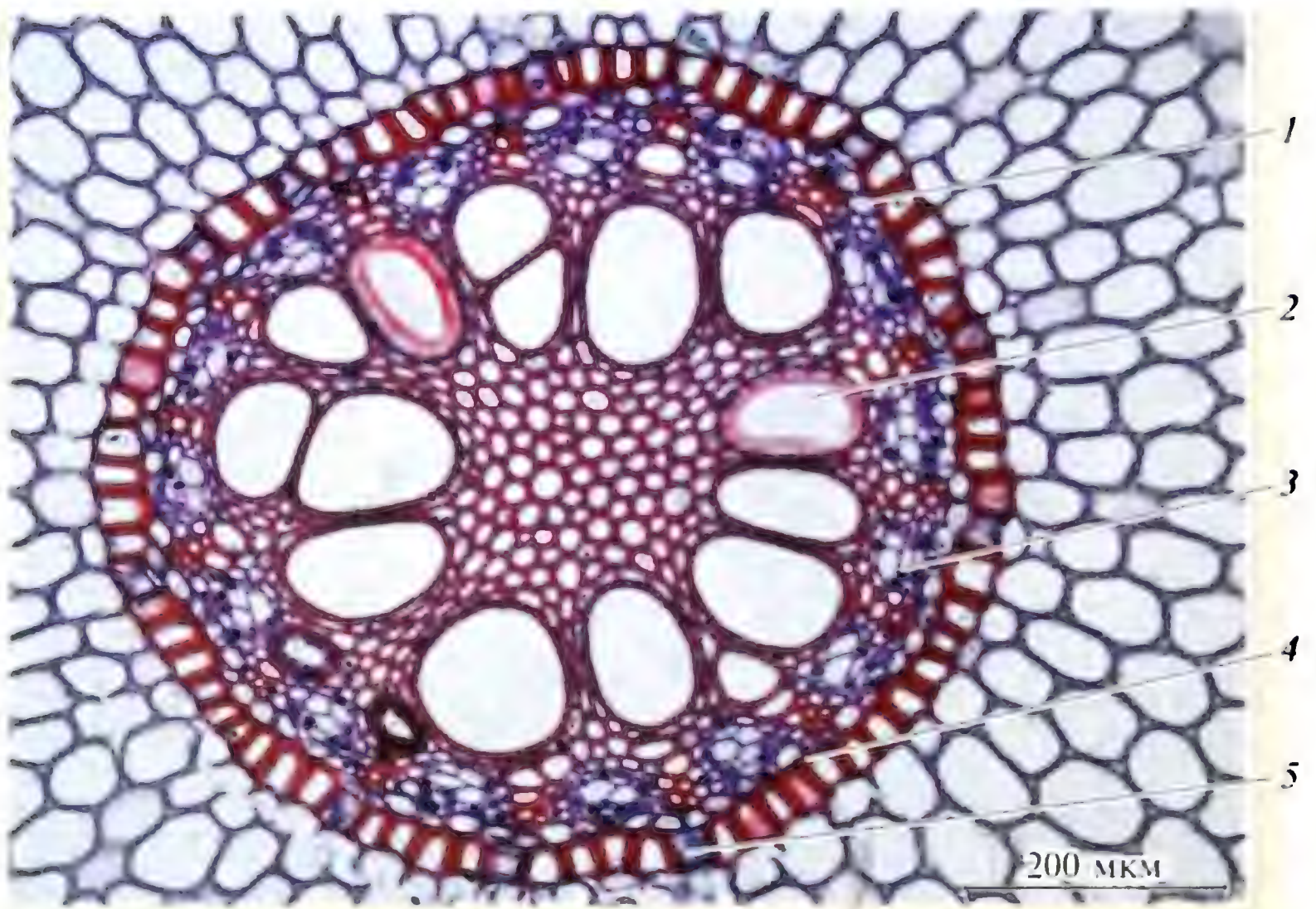


Рис. 9. Центр корня первичного строения однодольного растения:
 1 — перицикл; 2 — сосуды ксилемы; 3 — флоэма; 4 — эндодерма с подковообразными утолщениями; 5 — пропускные клетки эндодермы

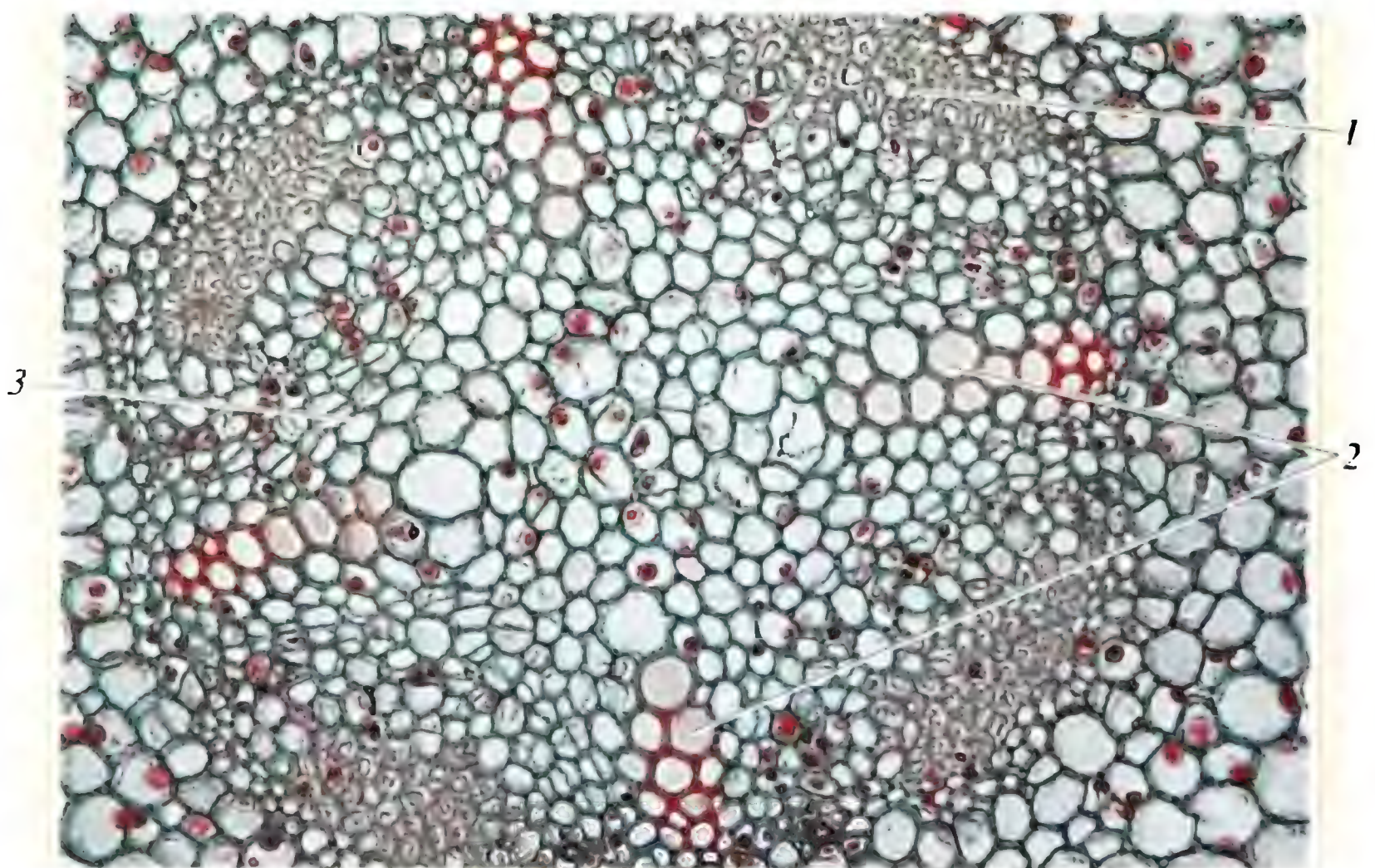


Рис. 10. Переход от первичного к вторичному строению корня:
 1 — участки флоэмы; 2 — четыре луча ксилемы; 3 — дуги камбия

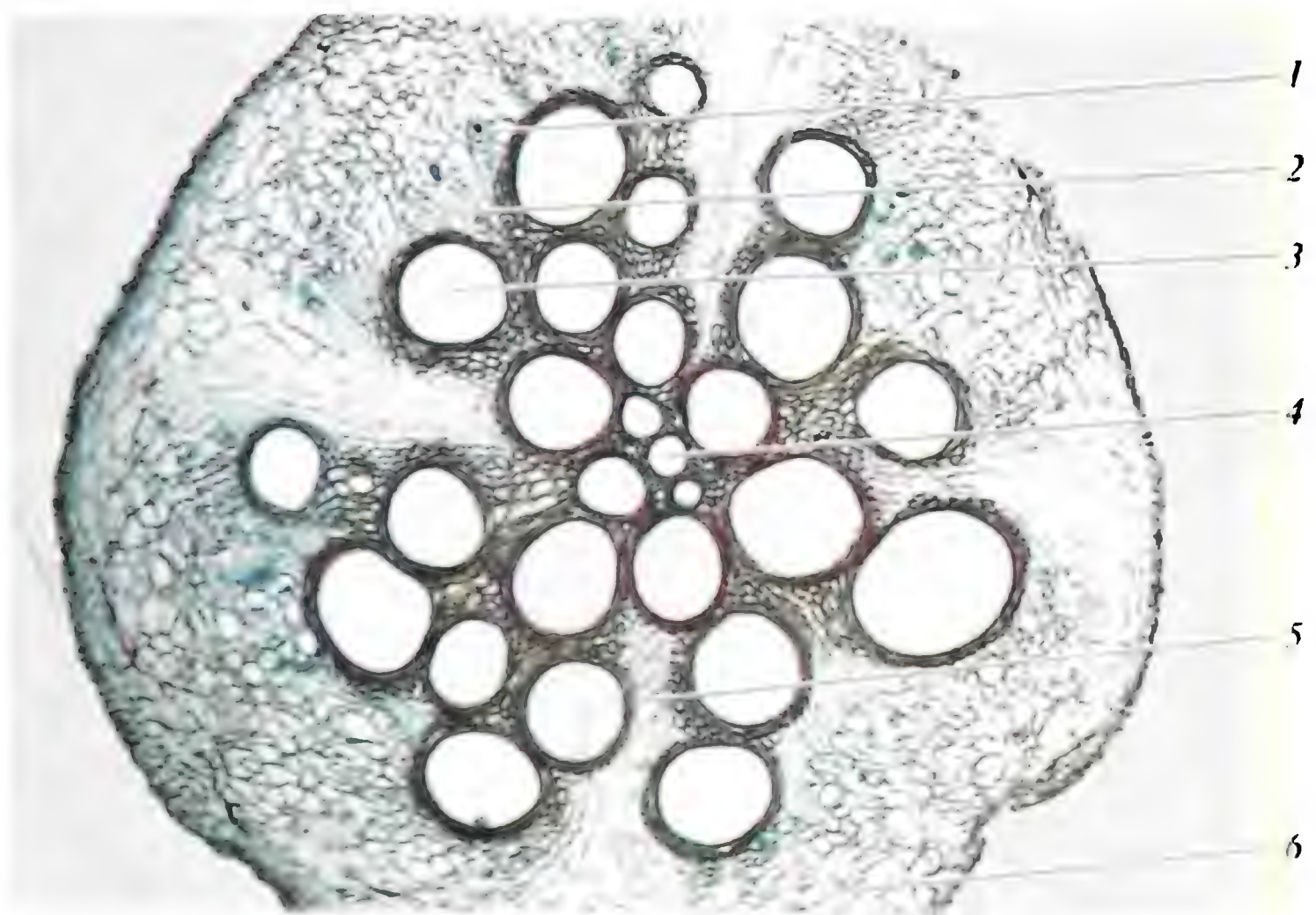


Рис. 11. Вторичное строение корня тыквы:

открытый коллатеральный пучок: 1 — флоэма; 2 — камбий; 3 — вторичная ксилема; 4 — лучи первичной ксилемы; 5 — сердцевинный луч; 6 — паренхима вторичной коры

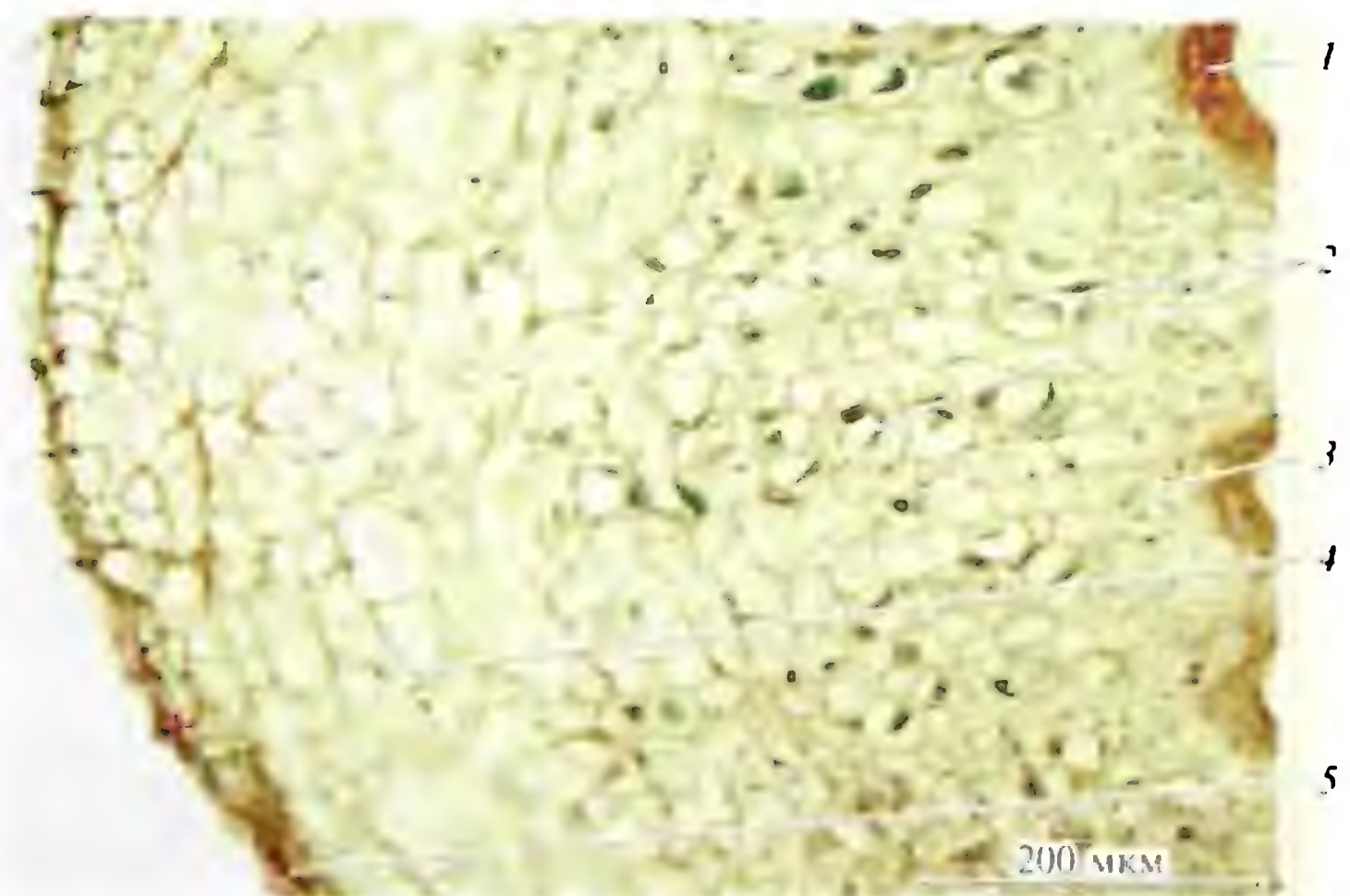


Рис. 12. Периферическая часть вторичного строения корня тыквы:

1 — сосуды ксилемы; 2 — ситовидные трубки с клетками-спутниками флоэмы; 3 — камбий; 4 — паренхима вторичной коры; 5 — перидерма

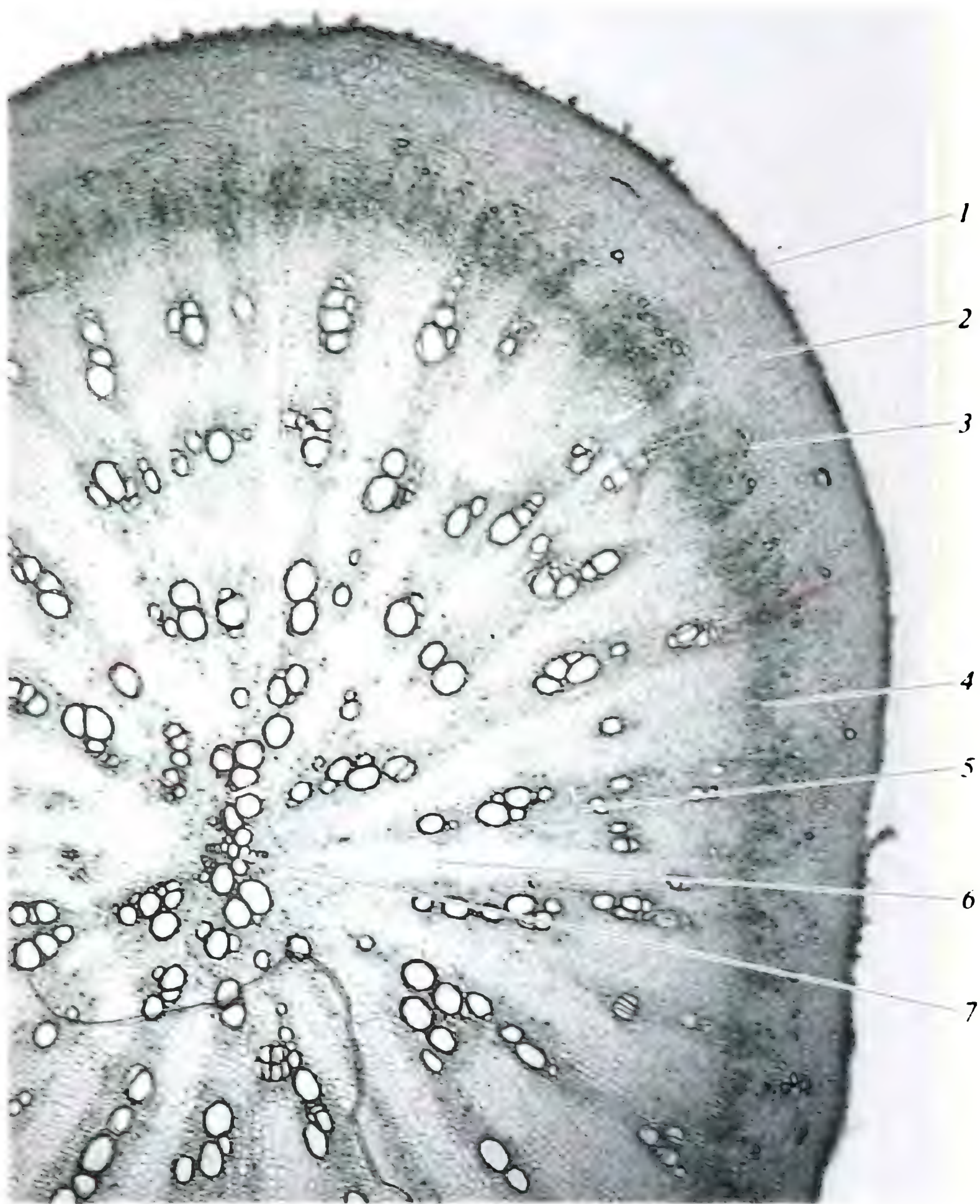


Рис. 13. Вторичное строение корня редьки:

1 — перидерма; 2 — паренхима вторичной коры; 3 — флоэма; 4 — камбий; 5 — разросшаяся вторичная ксилема; 6 — сердцевинный луч; 7 — два луча первичной ксилемы

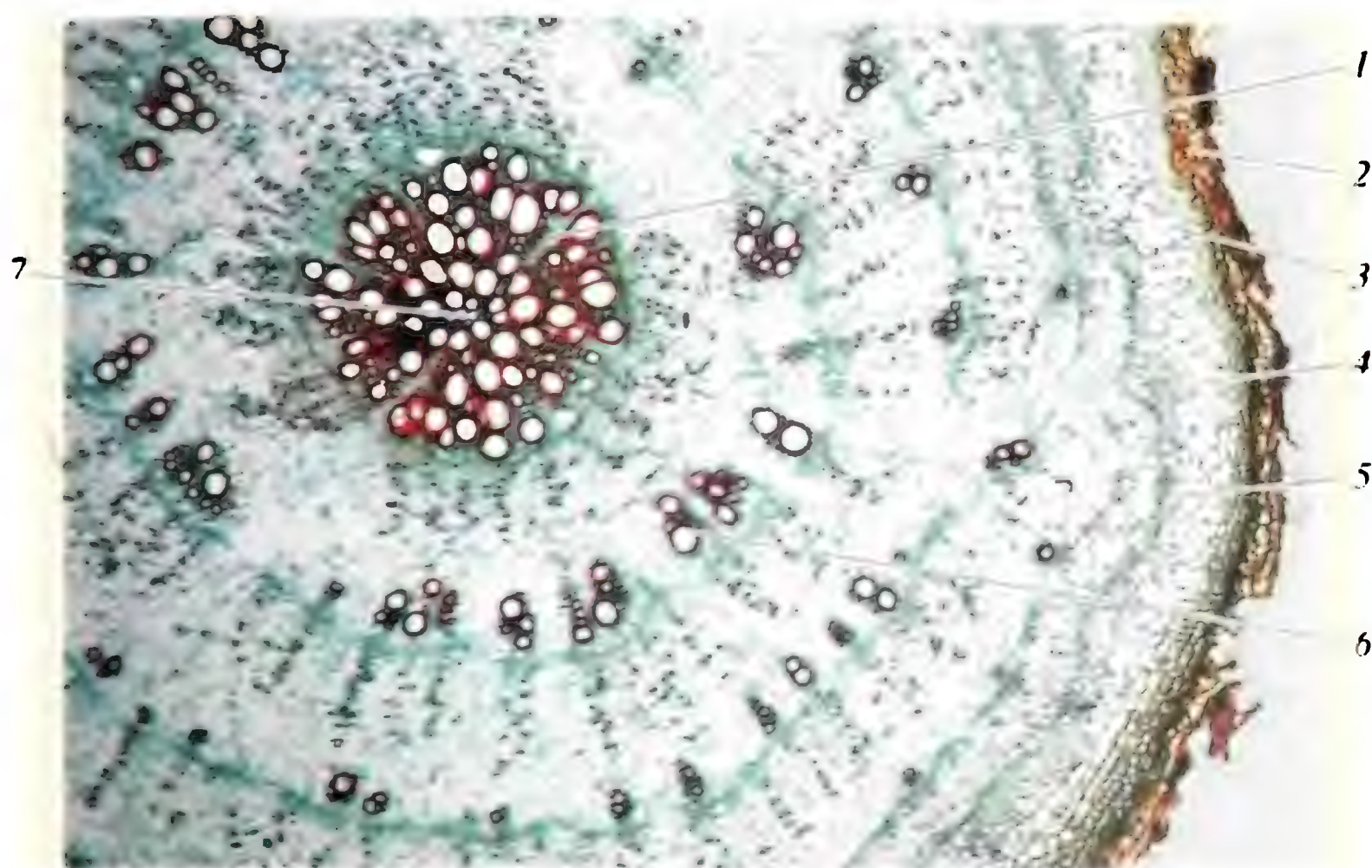


Рис. 14. Вторичное строение корня свеклы:

1 — сердцевинный луч; 2 — перидерма; 3 — паренхима вторичной коры; 4 — флоэма; 5 — камбиальное кольцо; 6 — разросшаяся вторичная ксилема; 7 — лучи первичной ксилемы

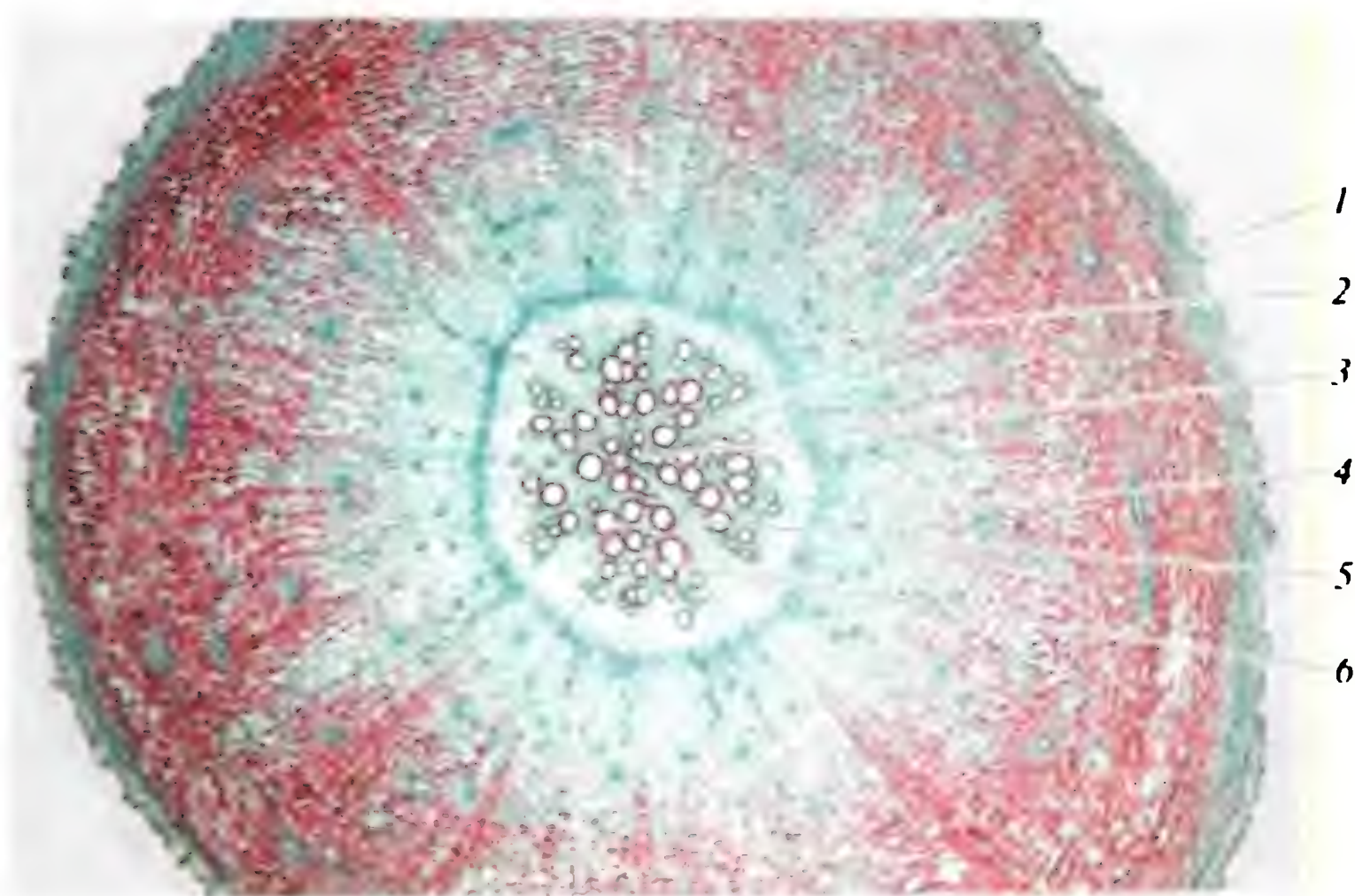


Рис. 15. Вторичное строение корня петрушки:

1 — перидерма; 2 — камбий; 3 — первичная ксилема; 4 — флоэма; 5 — сердцевинный луч; 6 — вторичная ксилема

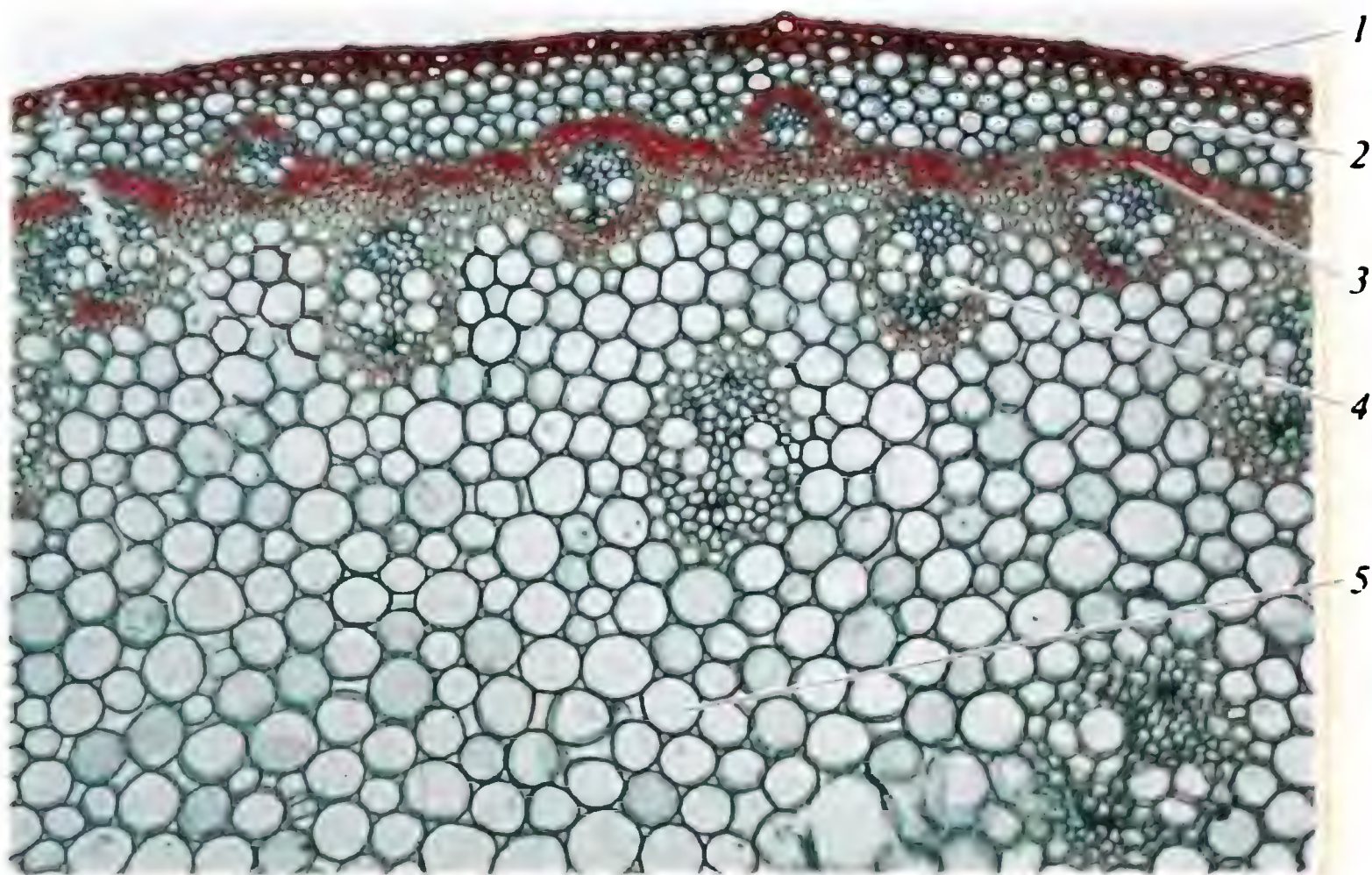


Рис. 16. Стебель однодольного (купена):

1 — одревесневшая эпидерма; 2 — паренхима первичной коры; 3 — перициклическая склеренхима; 4 — закрытый коллатеральный пучок; 5 — основная паренхима

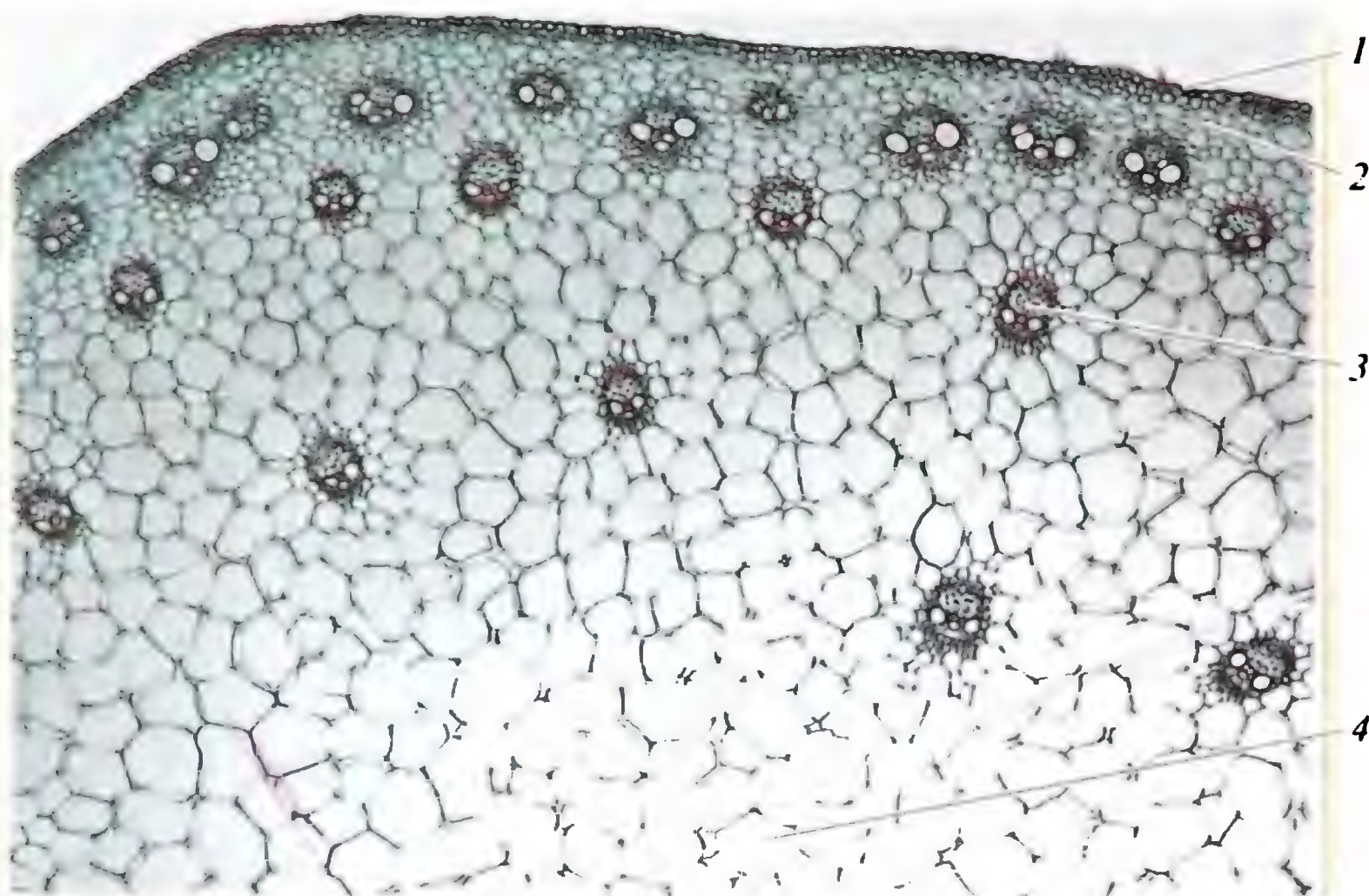


Рис. 17. Строение стебля однодольного (кукуруза):

1 — эпидерма; 2 — паренхима первичной коры; 3 — закрытый коллатеральный пучок; 4 — основная паренхима центрального осевого цилиндра

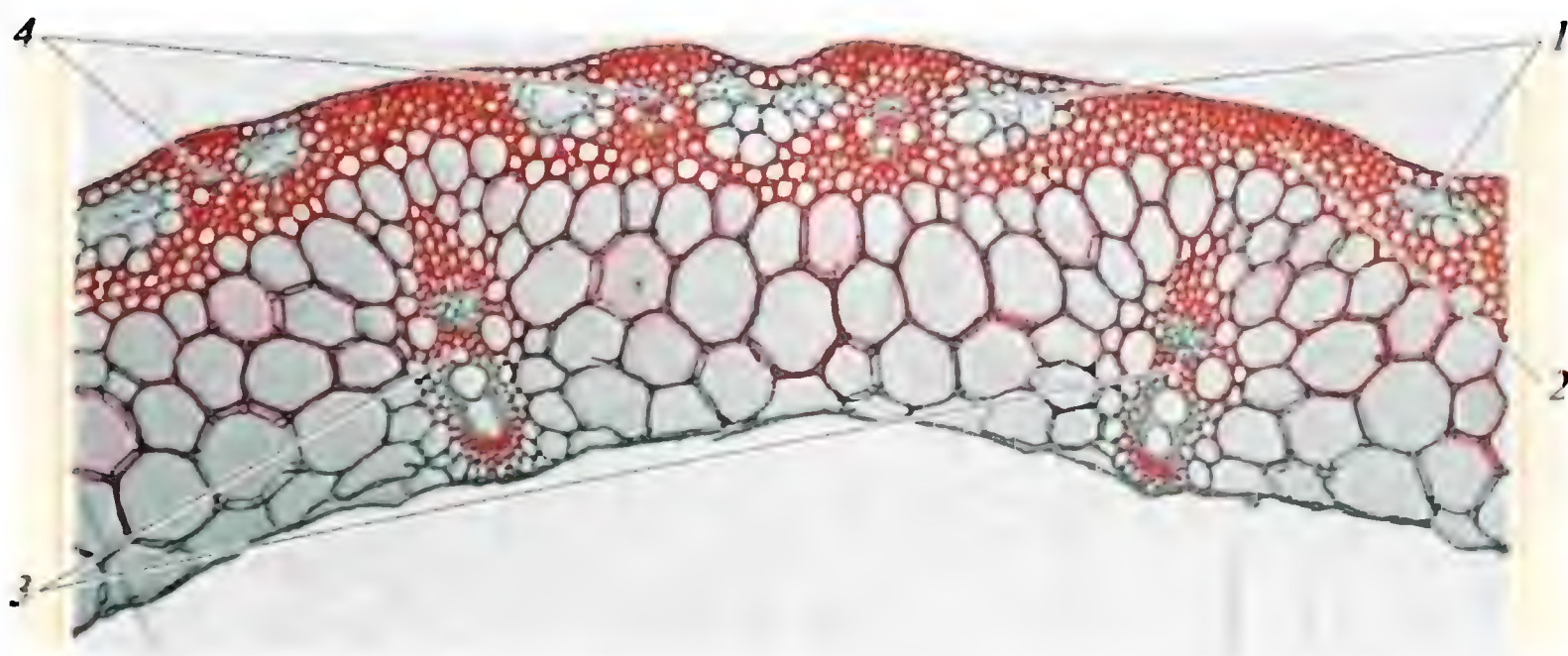


Рис. 18. Общий план строения стебля соломины злака:

1 — участки хлорофиллоносной паренхимы; 2 — склеренхима; 3 — крупные пучки (мелкие и крупные пучки расположены в шахматном порядке); 4 — мелкие пучки

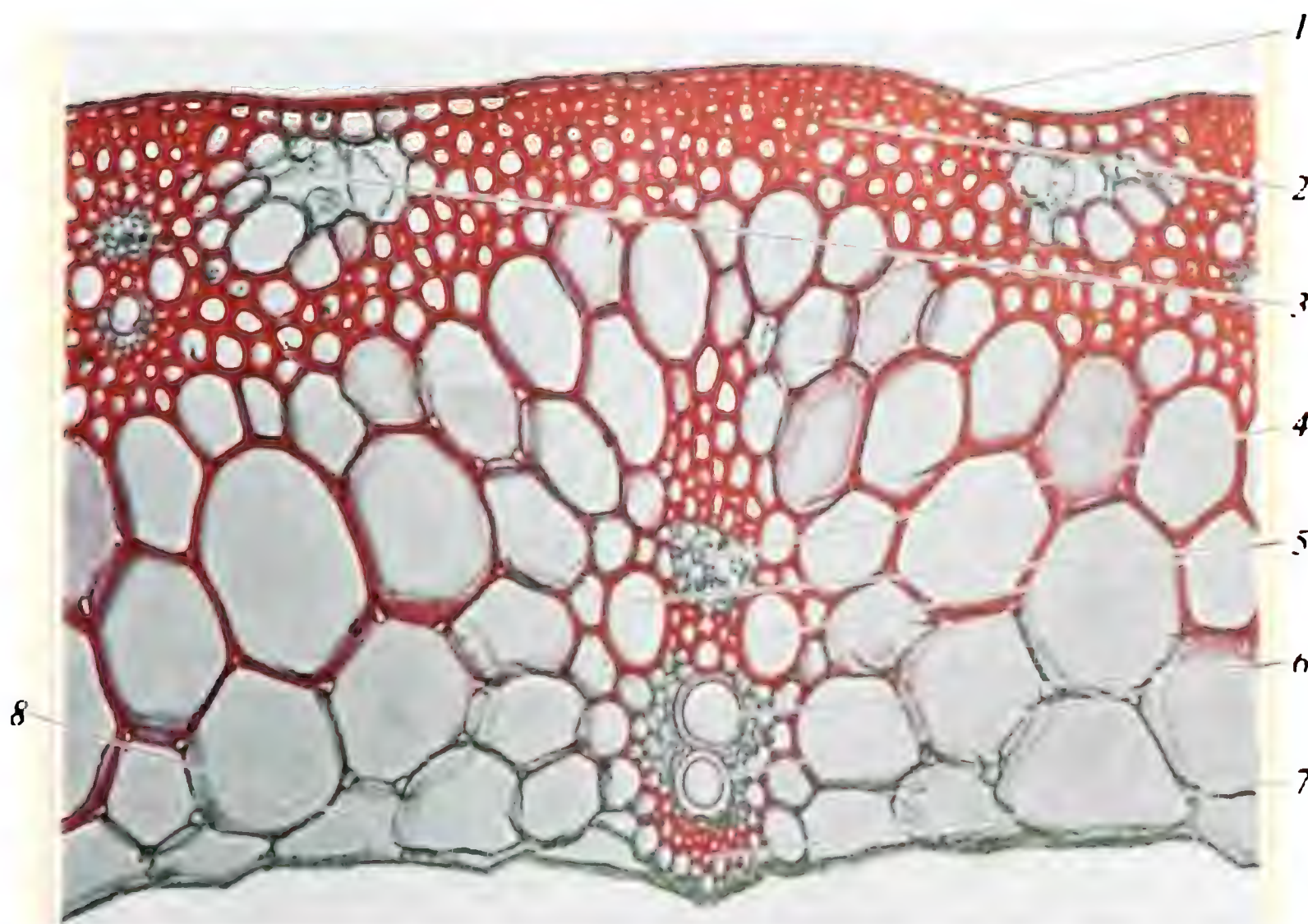


Рис. 19. Стебель однодольного (соломина ржи):

1 — одревесневшая эпидерма; 2 — склеренхима; 3 — хлорофиллоносная паренхима; 4 — флоэма; 5 — метаксилема; 6 — протоксилема; 7 — склеренхимная обкладка пучка; 8 — основная паренхима

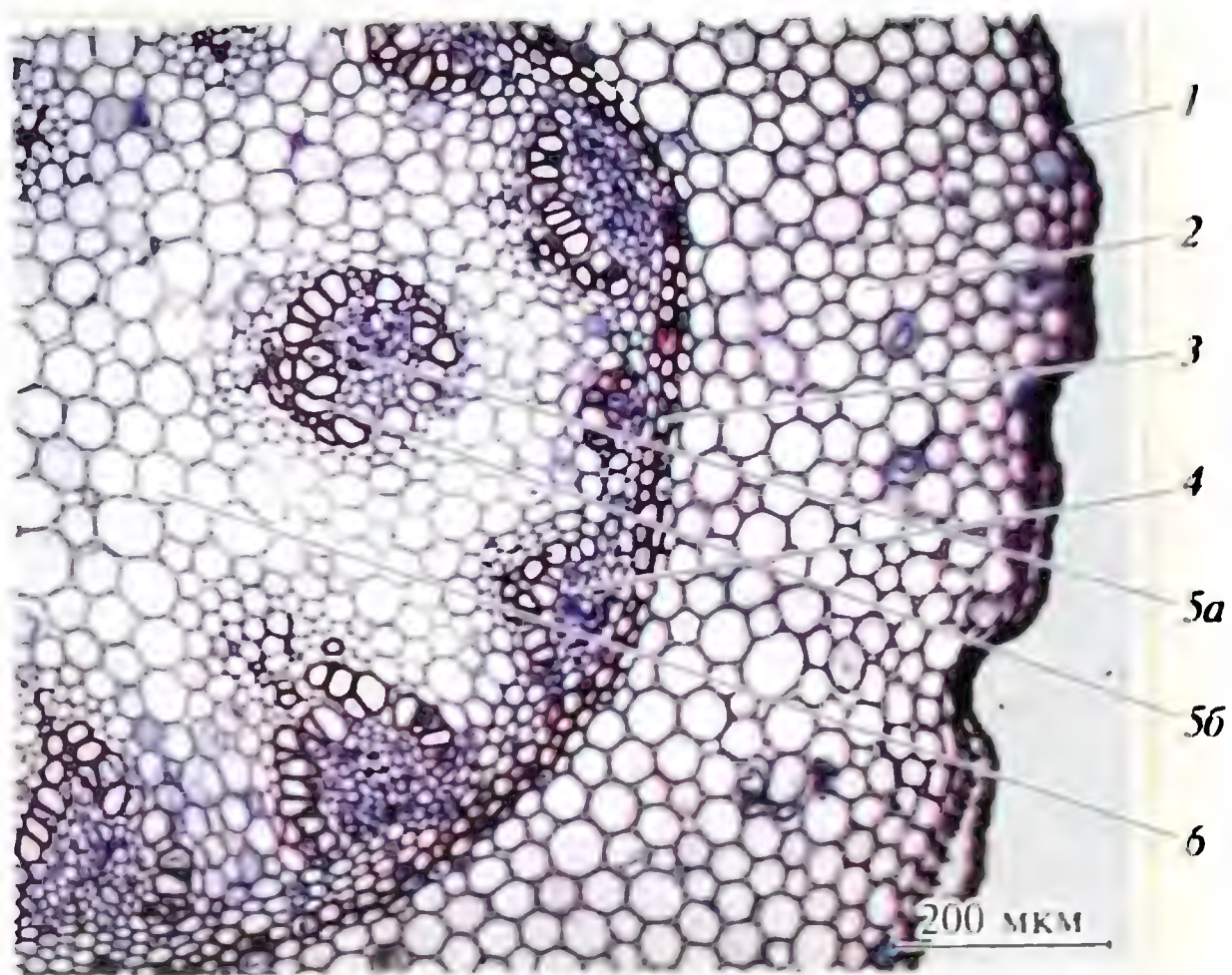


Рис. 20. Поперечный срез корневища ландыша:

1 — эпидерма; 2 — запасающая паренхима первичной коры; 3 — эндодерма с подковообразными утолщениями; 4 — закрытый коллатеральный пучок; 5 — концентрический пучок: 5а — флоэма; 5б — ксилема; 6 — основная паренхима

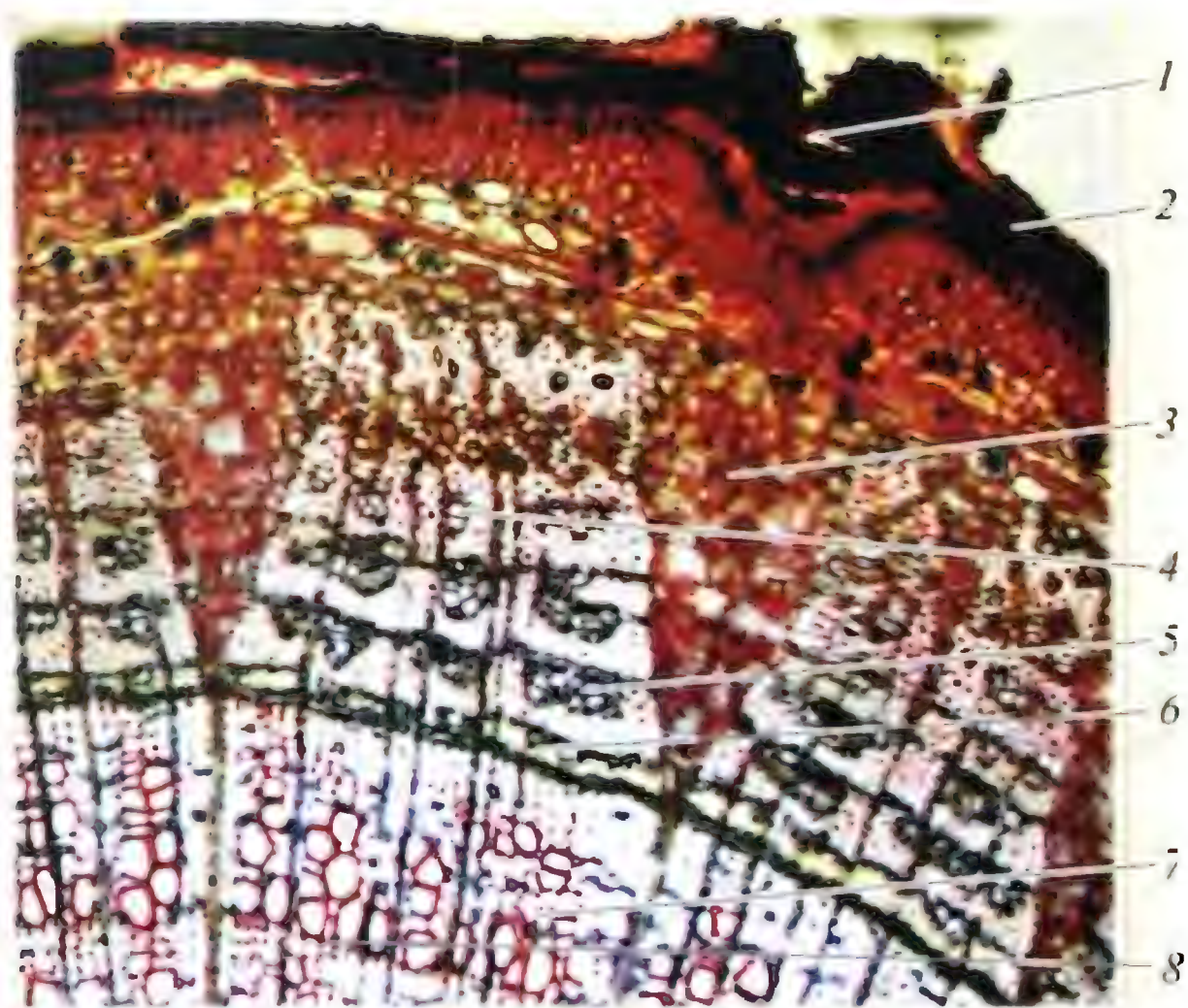


Рис. 21. Стебель древесного растения (липа):

1 — чечевичка; 2 — перидерма; 3 — первичный сердцевинный луч (в виде треугольника); 4 — трапецевидный участок флоэмы; 5 — лубяные волокна; 6 — камбий; 7 — сосуды вторичной ксилемы; 8 — годовое кольцо

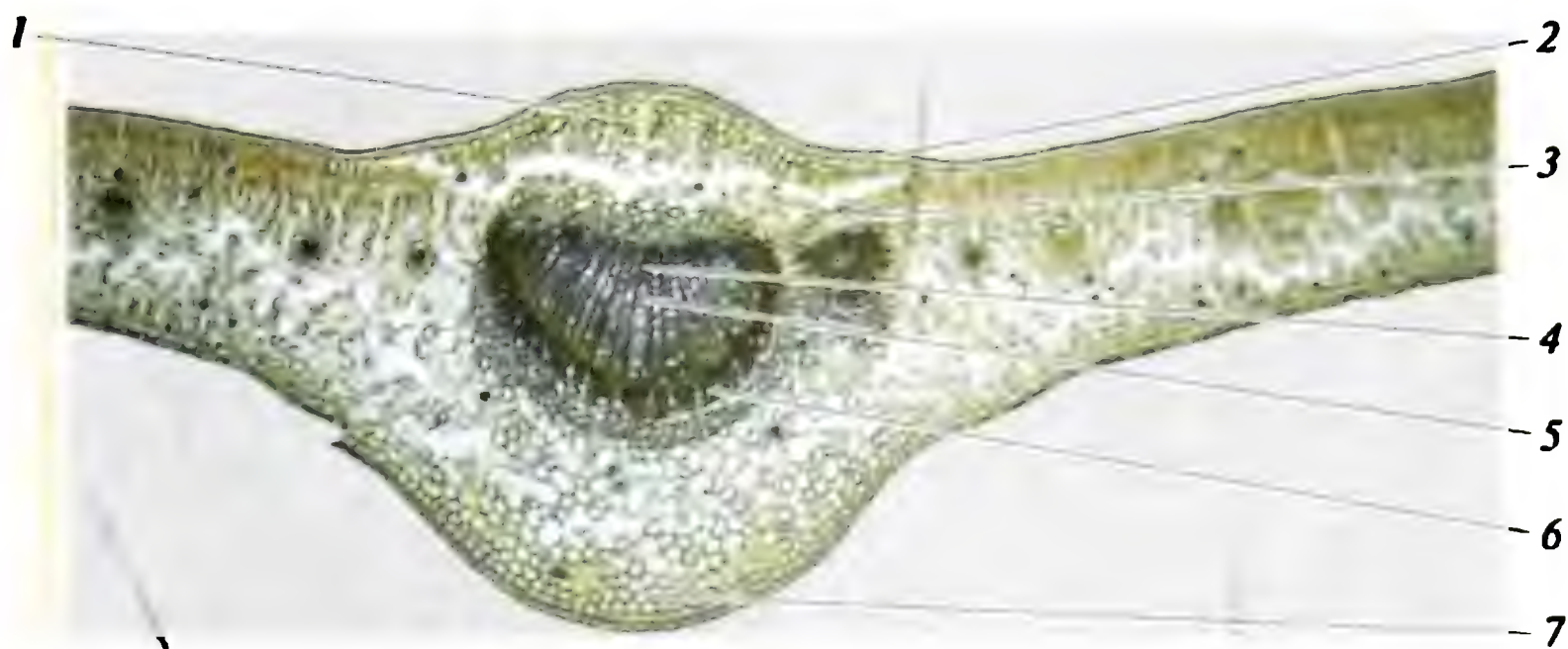


Рис. 22. Общий план строения листа камелии:

1, 7 — угольковая коленхима; 2 — эпидерма; 3 — пучок боковой жилки; 4 — пучок центральной жилки; 5 — ксилема; 6 — флоэма

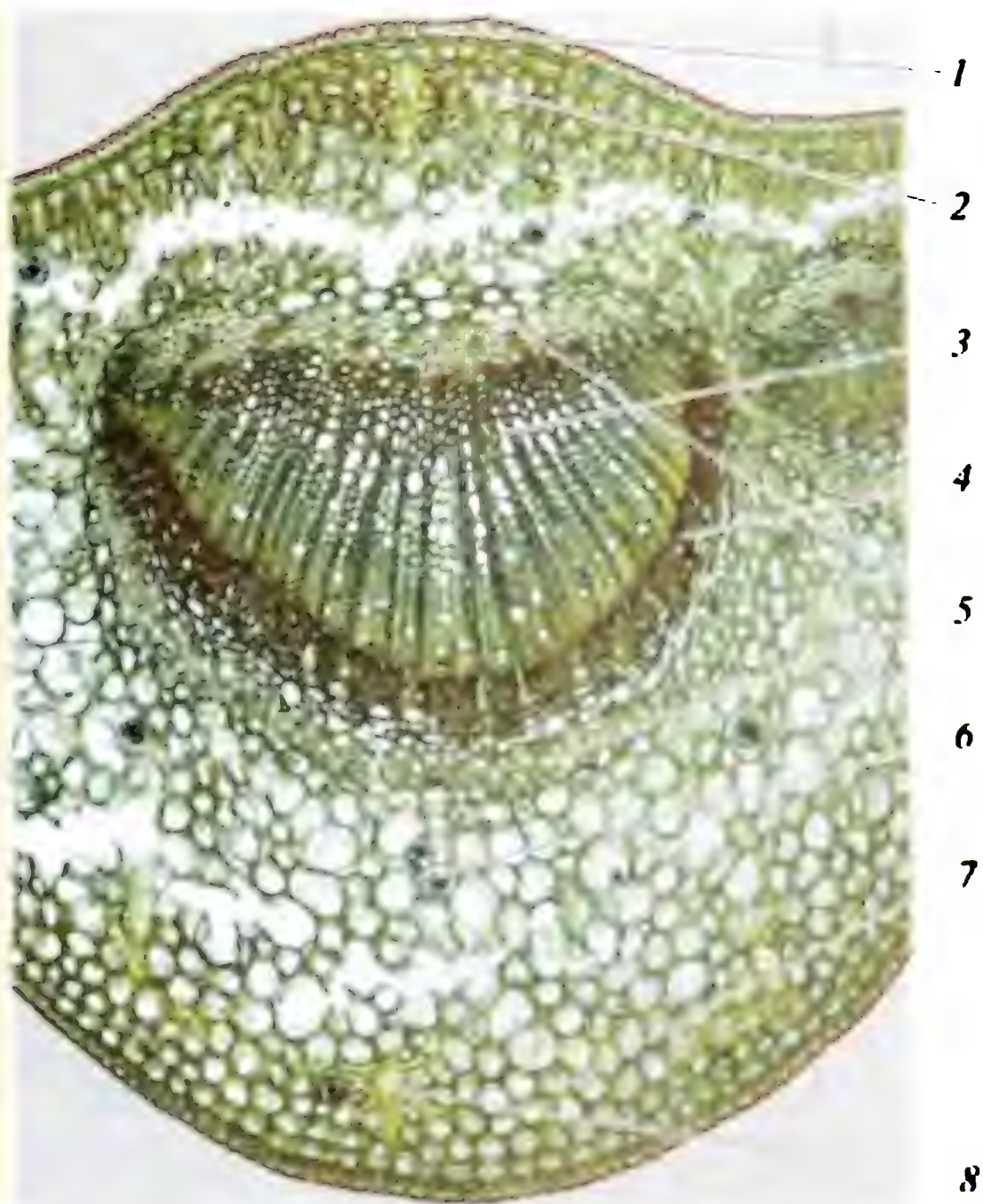


Рис. 23. Центральная часть листа камелии:

1 — эпидерма; 2, 7 — угольковая коленхима; 3 — ксилема; 4 — флоэма; 5 — склеренхима; 6 — друзы; 8 — астроклеренхима

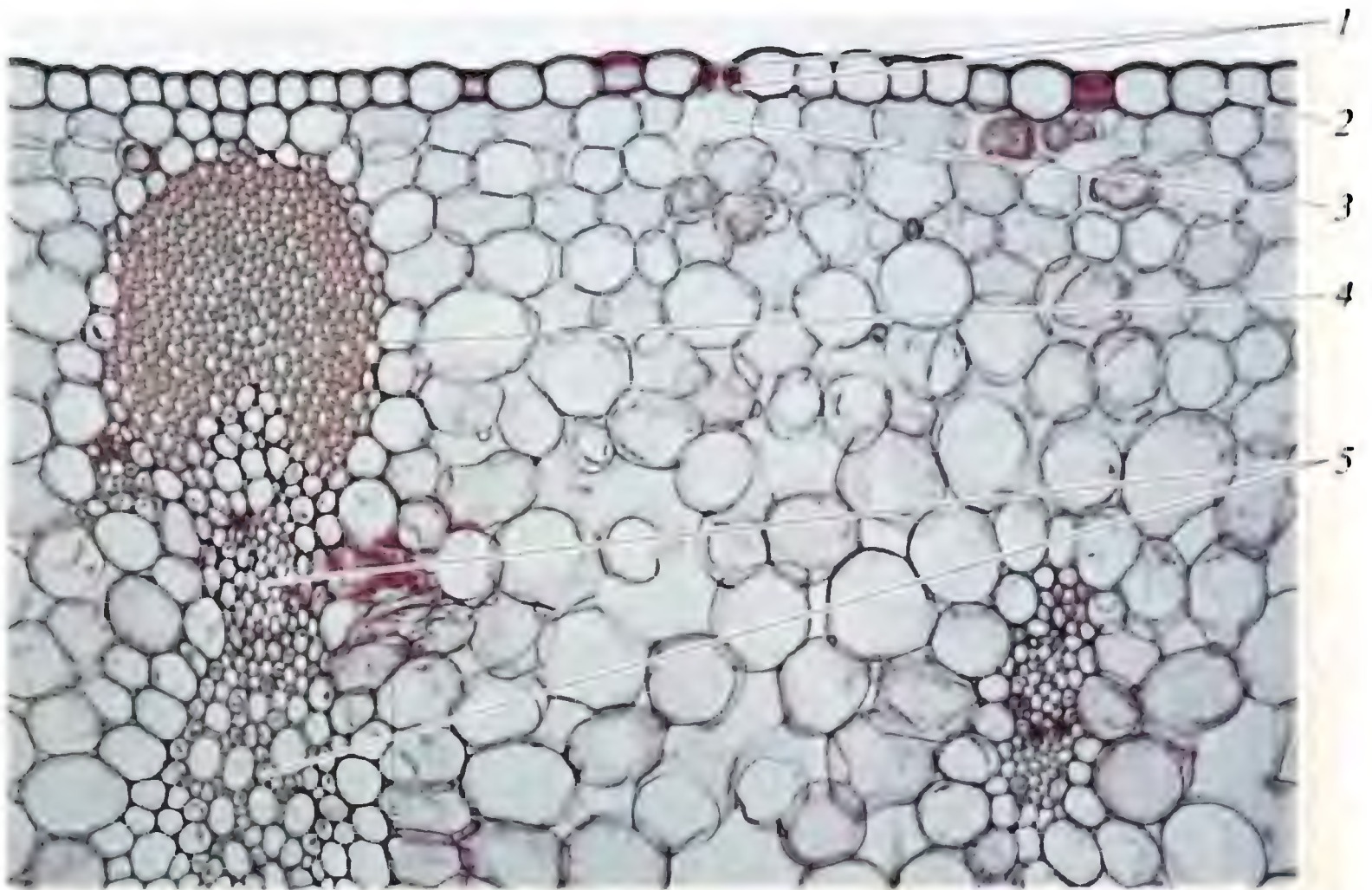


Рис. 24. Поперечный срез листа ириса:

1 — замыкающие клетки устьица; 2 — собственно эпидермальные клетки; 3 — воздухоносная полость; 4 — склеренхимная обкладка пучка; 5 — коллатеральный пучок

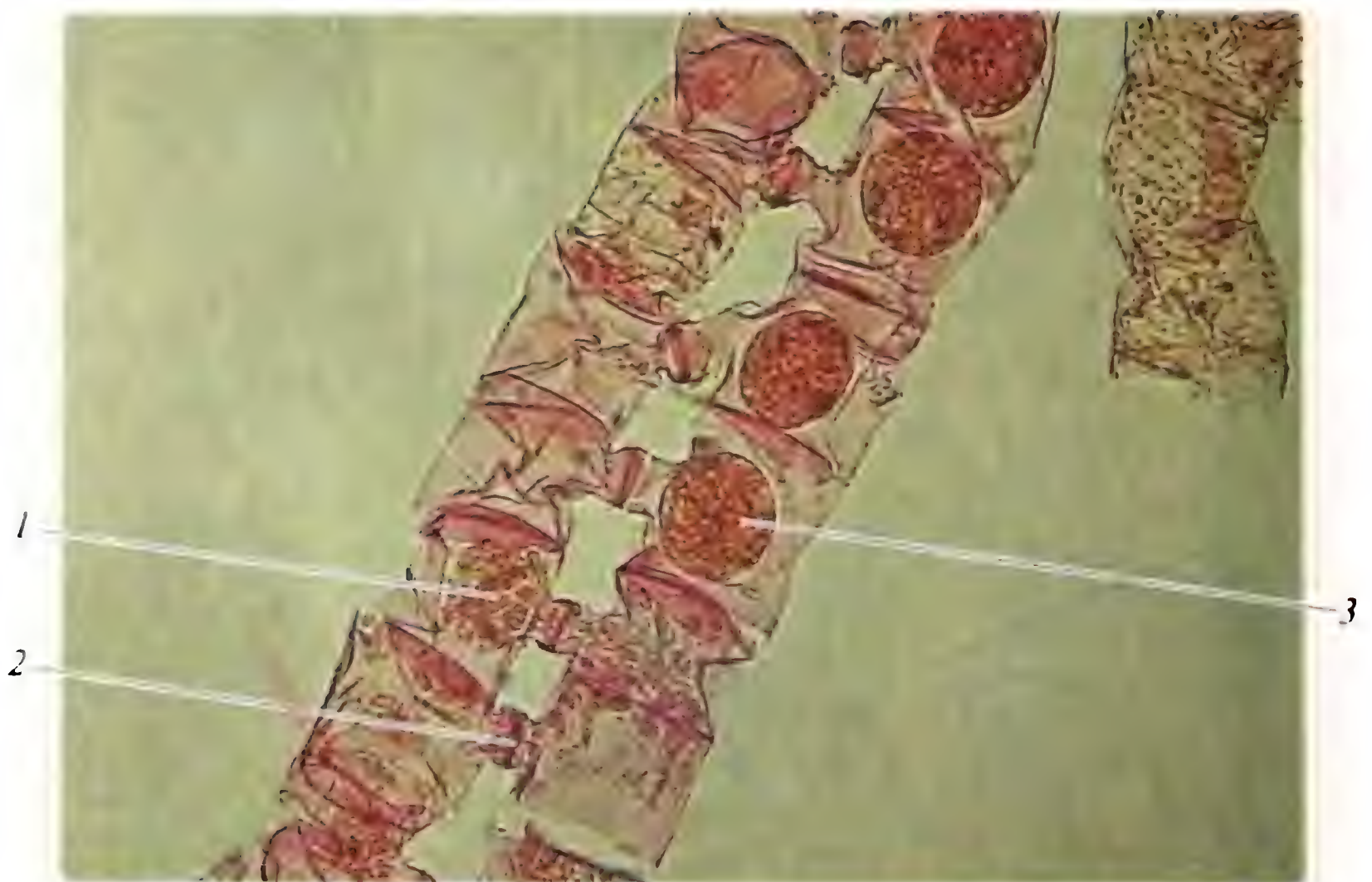


Рис. 25. Конъюгация спирогиры (*Spirogyra*):

1 — конъюгация; 2 — копуляционный канал; 3 — зигота



Рис. 26. Мукор (*Mucor*):
1 — спорангий со спорами; 2 — спорангиеносец

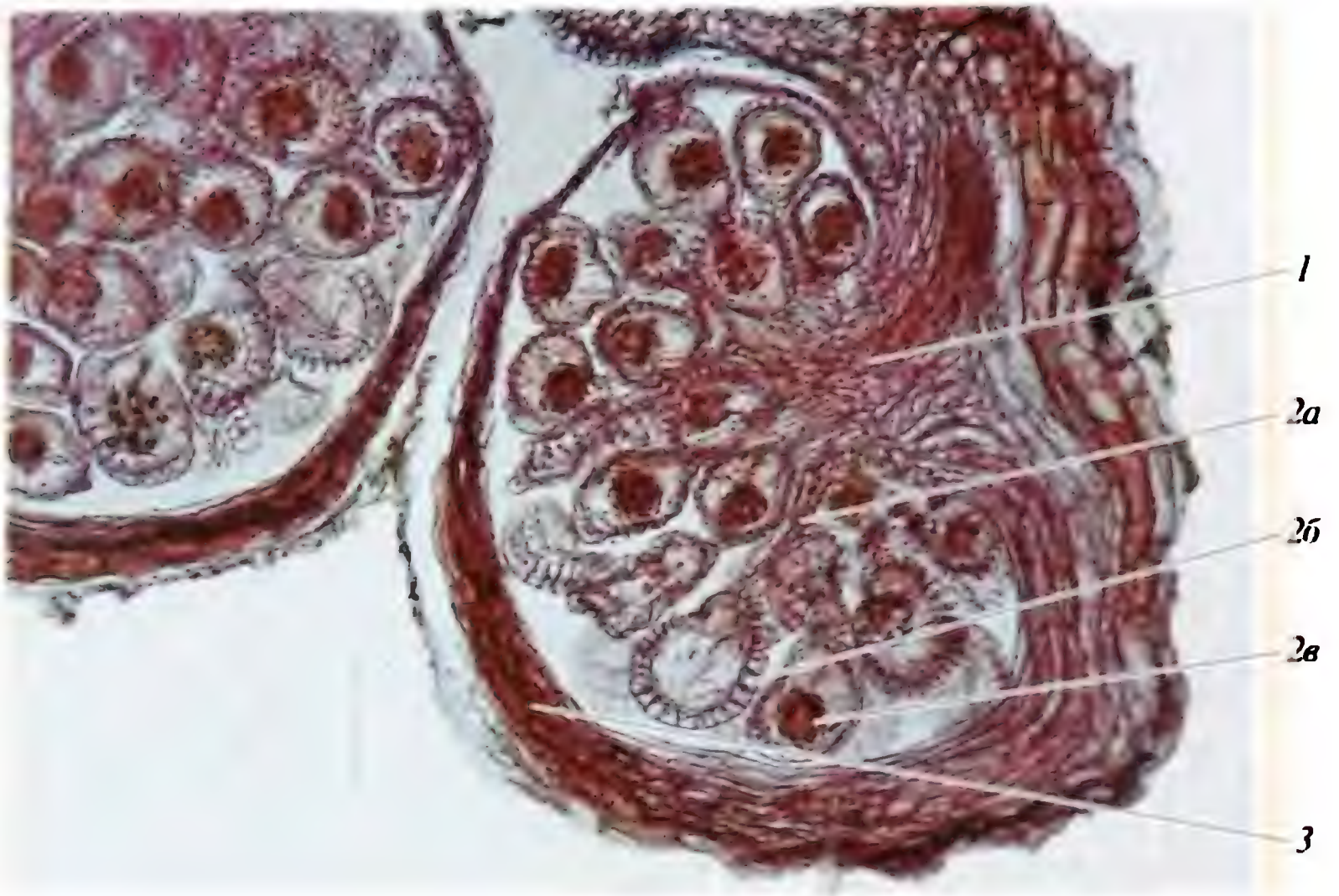


Рис. 27. Сорус папоротника:

1 — плацента; 2 — спорангий; 2а — ножка; 2б — кольцо утолщения; 2в — споры; 3 — индузий

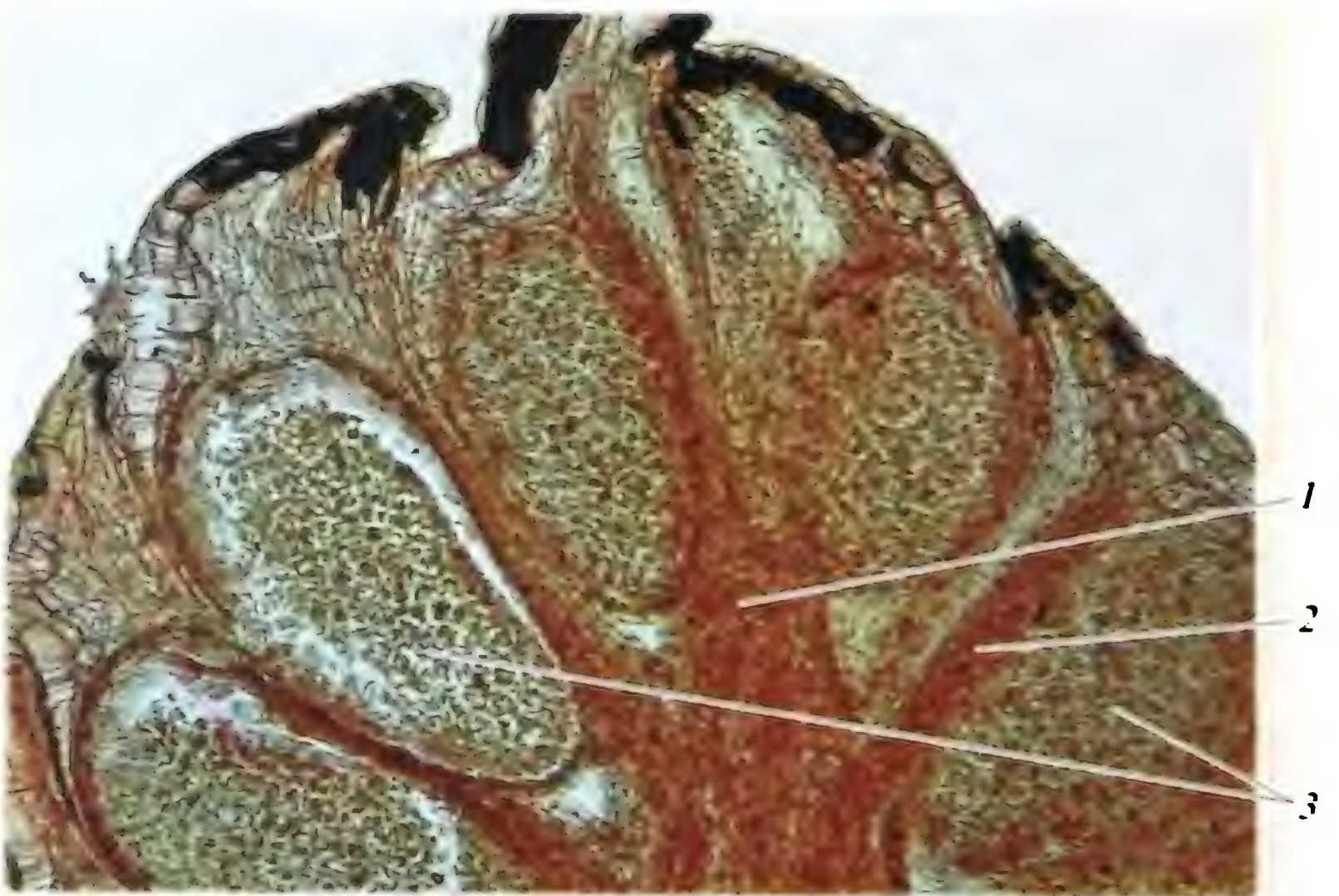


Рис. 28. Продольный разрез через мужскую шишку сосны:

1 — ось шишки; 2 — микроспорофил; 3 — пыльцевой мешок



* $\text{Ca}_4 \text{Co}_\infty \text{A}_x \text{G}_{(x)} -$

Сырье	Состав	Медицинское применение
Корневище	Алкалоиды	Контрацептивное средство

Рис. 29. Кувшинка белоснежная (*Nymphaea candida* Presl.)



* $\text{Ca}_{(5)} \text{Co}_5 \text{A}_{5+5} \text{G}_{(5)}$

Сырье

Корень

Состав

Сапонины

Медицинское применение

Отхаркивающее средство

Рис. 31. Мыльнянка лекарственная (*Saponaria officinalis* L.)



* $\text{Ca}_{6+5} \text{Co}_5 \text{A}_{\infty} \text{G}_{\infty}$

Сырье

Состав

Медицинское применение

Корень

Полисахариды

Противовоспалительное, отхаркивающее, обволакивающее средство

Рис. 32. Алтей лекарственный (*Althaea officinalis* L.)



Сырье

Состав

Медицинское применение

Лист

Точно не установлен

В стадии изучения

Рис. 33. Спирея иволистная (*Spiraea salicifolia* L.)



Сырье

Лист и плоды

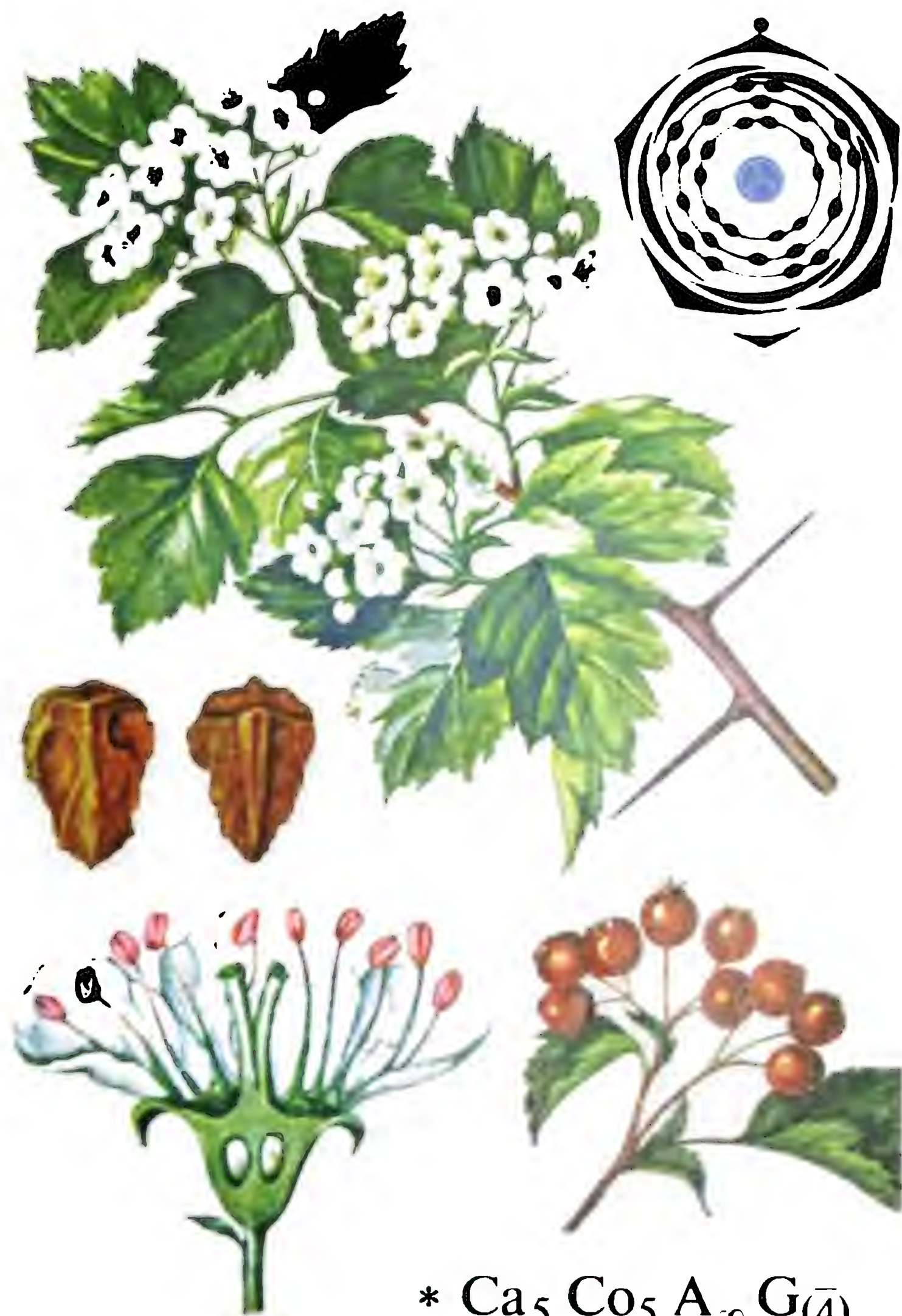
Состав

Витамины

Медицинское применение

Витаминное, мочегонное
и желчегонное средство

Рис. 34. Земляника обыкновенная (*Fragaria vesca* L.)



Сырье

Состав

Медицинское применение

Цветки и плоды

Флавоноиды

Антиаритмическое
и коронарорасширяющее средство

Рис. 35. Боярышник кроваво-красный (*Crataegus sanguinea* Pall.)



↑ $\text{Ca}_{(5)} \text{Co}_{1, 2, (2)} \text{A}_{10} \text{G}_1$

Сырье

Состав

Медицинское применение

Трава и семя

Алкалоиды

Отхаркивающее средство (трава),
дыхательный analeптик (семя)

Рис. 36. Термопсис ланцетный (*Thermopsis lanceolata* R. Br.)



Сырье

Состав

Медицинское применение

Лист и плоды

Антроценпроизводные

Слабительное средство

Рис. 37. Кассия остролистная (*Cassia acutifolia* Del.)



* $\text{Ca}_5 \text{Co}_5 \text{A}_5 \text{G}_{(2)}$

Сырье

Состав

Медицинское применение

Корень

Сапонины

Психотонизирующее
средство

Рис. 38. Женьшень (*Panax ginseng* С.А. Мей.)



* $\text{Ca}_5 \text{Co}_5 \text{A}_5 \text{G}_{(2)}$

Сырьё

Состав

Медицинское применение

Трава

Терпеноиды

Корректирующее средство
при изготовлении лекарств

Рис. 39. Кориандр посевной (*Coriandrum sativum* L.)



↑ $\text{Ca}_{(5)}$ $\text{Co}_{(2/3)}$ A_4 $\text{G}_{(2)}$

Сырье

Состав

Медицинское применение

Трава

Эфирное масло,
аскорбиновая кислота

Отхаркивающее
и потогонное средство

Рис. 40. Душица обыкновенная (*Origanum vulgare* L.)



* $P_{\infty} A_{\infty} G_{\infty}$

Сырьё

Состав

Медицинское применение

Лист

Алкалоиды

Гипотензивное средство

Рис. 41. Магнолия крупноцветная (*Magnolia grandiflora* L.)



Сырье

Плод

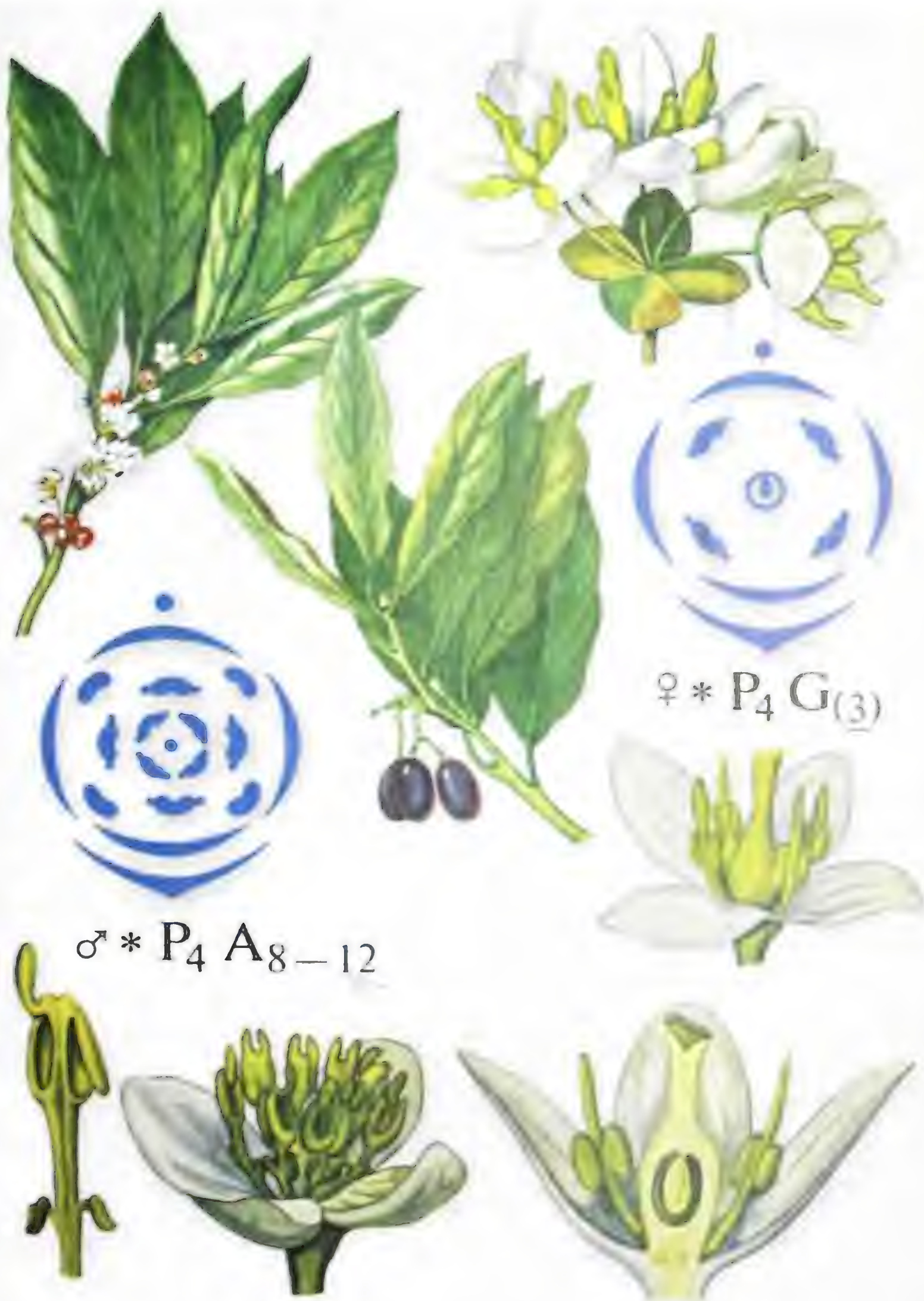
Состав

Лигнаны

Медицинское применение

Психотонизирующее
средство

Рис. 42. Лимонник китайский (*Schizandra chinensis* (Turcz.) Baill.)



Сырье

**Лист
и плоды**

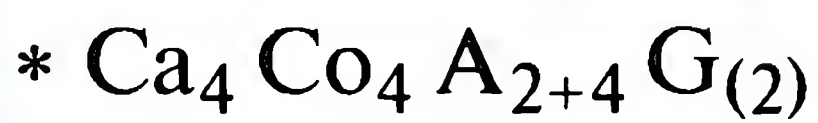
Состав

**Жирные
и эфирные масла**

Медицинское применение

**Жирные масла входят в состав бобковой
мази. эфирные — антисептическое средство**

Рис. 43. Лавр благородный (*Laurus nobilis* L.)



Сырье

Состав

Медицинское применение

Семя

Тиогликозиды

Отвлекающее средство

Рис. 44. Горчица сарепская (*Brassica juncea* (L.) Czern.)

плодоношения ранней весной, еще до распускания листьев на деревьях. Листорасположение очередное; листья простые линейные. Соцветия, как правило, — кисти или цветки одиночные. Цветоносные стебли могут быть облиственными или безлистными (цветочная стрелка). Цветки обоеполые, актиноморфные, с простым венчиковидным околоцветником, состоящим из 6 свободных или сросшихся листочков, расположенных в 2 круга. Андроцей состоит из 6 тычинок в 2 круга. Гинецей ценокарпный, образован 3 плодолистиками. Завязь верхняя, с многочисленными семязачатками, рыльце трехлопастное. Плод — вскрывающаяся коробочка. Лилейные — насекомоопыляемые растения. Химический состав лилейных небогат: полисахариды, алкалоиды.

Среди лилейных много культивируемых древнейших декоративных растений: различные *лилии* (*Lilium*), *рябчики* (*Fritillaria*), многочисленные сорта *тюльпанов* (*Tulipa*). Луковицы некоторых лилий и рябчиков используют в качестве овощей в Восточной Азии, а луковицы тюльпанов, богатые сахарами и крахмалом, служат пищей многим диким животным. Цветки и луковицы *лилий белой* (*L. candidum*) и *л. тигровой* (*L. tigrinum*) используются в народной медицине.

В 1554 г. тюльпан попал в Вену из сада турецкого султана и менее чем за 100 лет распространился по Европе. Особенно благодатными для тюльпанов оказались условия Голландии, которую охватила настоящая «тюльпаномания». Тюльпаны разводились повсюду, луковицы продавались по баснословным ценам: новый сорт можно было обменять на дом или даже целое имение. Жители Гарлема захотели иметь черный тюльпан, и он был выведен. Гонорар за этот сорт составил 100 тыс. гульденов золотом. Голландские тюльпаны потрясли красотой любителей цветов всего мира. Считают, что за историю их культивирования около 12 тыс. сортов сменили друг друга и примерно 3 тыс. существуют сейчас.

Древнейшее культурное растение — лук. Египтяне считали лук и чеснок божественными растениями и приносили их луковицы на алтарь богам. Не менее почитаем был лук и в Древней Греции, где его не только приносили в дар богам, но и дарили новобрачным. В Древнем Риме лук входил в обязательный рацион питания солдат. В средние века лук распространился по всем странам Европы, но особого расцвета «луководство» достигло в X—XII вв. в Испании, где и по сей день есть сорта с луковицами, превосходящими все прочие по величине и сладости. Целебные свойства лука хорошо отражены в народной поговорке «Кто ест лук, тот избавлен от мук».

Семейство ирисовые — Iridaceae

Семейство насчитывает 75—80 родов и около 1 800 видов, распространенных во всех зонах, но большей частью в засушливых низкогорьях, степных и полупустынных районах, в Южной Африке.

Паспорт семейства	
Количество родов — 75, видов — 1 800	
Цветок — $*P_{3+3}A_3G_{(\bar{3})}$ — ирис болотный (<i>Iris pseudacorus</i>)	
Распространение — все зоны (кроме холодных), особенно Южная Африка	
Жизненная форма — многолетние травы	
Листья — очередные, сидячие, простые линейные	
Соцветия — ботрические, различного типа	
Плод — многосеменная коробочка	
Важнейшие роды — ирис (<i>Iris</i>), крокус (<i>Crocus</i>)	

Жизненная форма — многолетние травы с мясистыми корневищами, луковицами или клубнелуковицами. Листорасположение очередное, двурядное. Листья линейные, сидячие, но иногда могут быть цилиндрическими или даже четырехгранными. Цветки актиноморфные или зигоморфные, с простым околоцветником из 6 листочков в 2 круга. Андроцей из 3 тычинок. Завязь нижняя, из 3 сросшихся плодолистиков. Листочки околоцветника обычно свободные и сильно различаются по форме, размеру, окраске, но иногда срастаются в трубку. В основном это насекомоопыляемые растения. Плод — многосеменная коробочка, вскрывающаяся по гнездам. Семена с эндоспермом, часто имеют мясистые придатки, поедаемые муравьями, которые их и разносят. Иногда семена снабжены небольшими крыльями и переносятся ветром.

Среди ирисовых много декоративных культивируемых растений: крокусы, или шафраны (*Crocus*), фрезии (*Freesia*), гладиолусы (*Gla-*



Рис. 8.64. Ирисовые. Ирис болотный (*Iris pseudacorus*):

1 — общий вид растения; 2 — плод

diolus), *ирисы* (*Iris*) (рис. 8.64). Высушенные рыльца *шафрана посевного* (*Crocus sativus*) с глубокой древности используют как пряность и пищевой краситель, а также в парфюмерии и медицине.

Порядок амариллисовые — Amaryllidales

Порядок включает до 15 семейств. В России встречаются главным образом представители семейств *асфodelовые*, *гиацинтовые*, *луковые*, *амариллисовые* (*Amaryllidaceae*). В Закавказье из семейства *агавовые* культивируются виды родов *агава* (*Agave*) и *юкка* (*Yucca*).

Семейство асфodelовые — Asphodelaceae

Семейство насчитывает около 50 родов и почти 1 500 видов, распространено главным образом в засушливых областях Старого Света.

Паспорт семейства
Количество родов — 50, видов — 1 500
Цветок — общая формула $*P_{3+3}A_{3+3}G_{(3)}$
Распространение — засушливые области Старого Света
Жизненная форма — многолетние травы и кустарники, суккуленты
Листья — очередные, простые, без прилистников
Соцветия — кисть
Плод — коробочка
Важнейшие роды — алоэ (<i>Aloe</i>), хлорофитум (<i>Chlorophytum</i>)

Жизненная форма — многолетние травы и кустарники, а также суккуленты. Листорасположение очередное; листья простые цельные, без прилистников. Околоцветник простой, венчиковидный, из 6 листочков в 2 круга. Шесть тычинок расположены в 2 круга; тычиночные нити густо опушены длинными волосками. Гинецей состоит из 3 сросшихся плодолистиков, завязь верхняя. Соцветие — кисти желтых или оранжевых цветков. Плод — в основном коробочка.

Наиболее известным представителем является алоэ, или столетник (*Aloe*), виды которого часто выращивают в домашних условиях. Еще одним известным домашним растением является хлорофитум (*Chlorophytum*). Некоторые представители асфodelовых

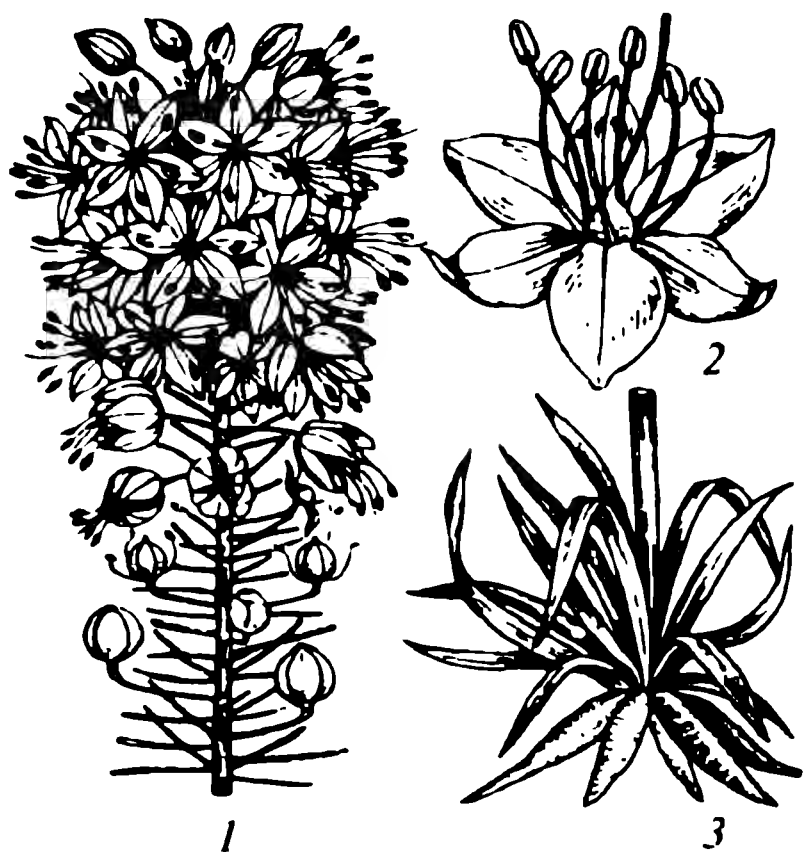


Рис. 8.65. Асфodelовые. Эремурус Ольги (*Eremurus olgae*):

1 — верхняя часть соцветия; 2 — цветок; 3 — нижняя часть растения с розеткой листьев и утолщенными корнями

культивируются как декоративные очень красивые растения: эремурус (*Eremurus*) (рис. 8.65), асфodelус (*Asphodelus*). В медицине используется алоэ древовидное (*Aloe arborescens*). Одним из известных лекарственных средств является «сабур» — выпаренный сок листьев алоэ.

Семейство гиацинтовые — Hyacinthaceae

Семейство включает 40 родов и более 900 видов, распространено на всех материках, в основном в засушливых областях Евразии и Южной Африки.

Паспорт семейства

Количество родов — 40, видов — 900

Цветок — общая формула $*P_{3+3}A_{3+3}G_{(3)}$

Распространение — засушливые области всех материков

Жизненная форма — многолетние луковичные травы, иногда эфемероиды

Листья — очередные, простые, без прилистников

Соцветие — кисть

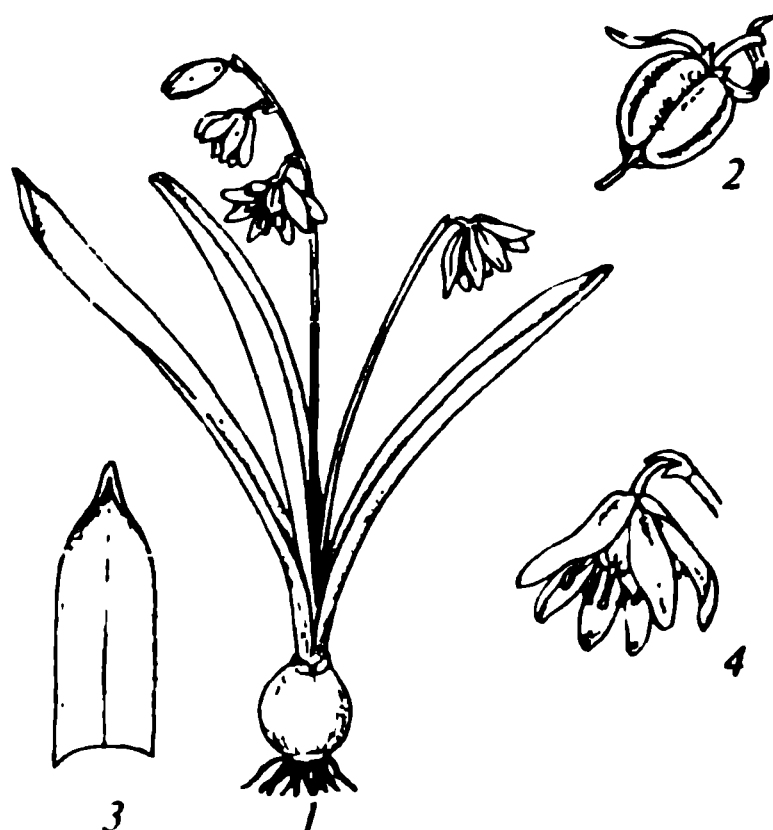
Плод — коробочка

Важнейшие роды — сцилла (*Scilla*), гиацинт (*Hyacinthus*)

Жизненная форма — многолетние луковичные травы. Корни гиацинтовых, как и лилейных, контрактильные, способны втягивать луковицу растения в почву. Многие представители — раннецветущие растения широколиственных лесов, эфемероиды. Цветки обоеполые, актиноморфные, с простым околоцветником: 6 листочков — в 2 круга; 6 тычинок — в 2 круга и 3 полностью срастающихся плодолистика. Завязь верхняя. Плод — сухая или мясистая коробочка с многочисленными семенами, имеющими

Рис. 8.66. Гиацинтовые. Пролеска сибирская (*Scilla sibirica*):

1 — общий вид растения; 2 — плод;
3 — верхушка листа; 4 — цветок



сочные придатки; именно они привлекают муравьев, что способствует распространению семян.

Типичное раннецветущее растение — *пролеска сибирская* (*Scilla sibirica*) (рис. 8.66) с цветками, собранными в кисть на безлистном цветоносе. Многие растения культивируются как декоративные: *сцилла*, *гиацинт*, *пушкиния* (*Puschkinia*).

Луковицы *морского лука* (*Urgenia maritima*) содержат крысиный яд, не опасный для человека.

Семейство луковые — Alliaceae

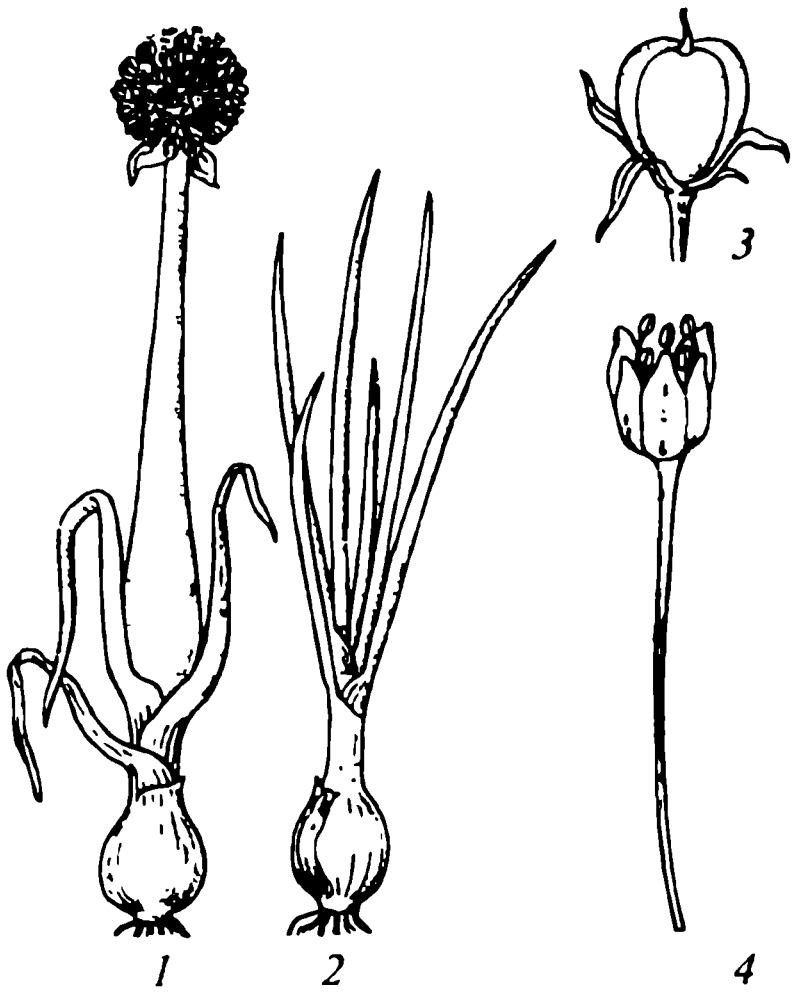
Семейство насчитывает 32 рода и примерно 750 видов, наиболее распространено в Северном полушарии.

<i>Паспорт семейства</i>
Кодичество родов — 32, видов — 750
Цветок — <i>общая формула $*P_{1+3}A_{3+3}G_{(3)}$</i>
Распространение — <i>засушливые области всех материков</i>
Жизненная форма — <i>травянистые луковичные или корневищные многолетники, иногда эфемероиды</i>
Листья — <i>прикорневые, простые линейные, без прилистников</i>
Соцветие — <i>кисть</i>
Плод — <i>коробочка</i>
Важнейший род — <i>лук (Allium)</i>

Жизненная форма — травянистые луковичные или корневищные многолетники, иногда эфемероиды. Листья обычно собраны в прикорневую розетку, бесчерешковые, узкие, линейные или лудчатые. Околоцветник простой венчиковидный или чашечко-

Рис. 8.67. Луковые. Лук репчатый (*Allium cepa*):

1 — цветущее растение; 2 — нецветущее растение; 3 — плод; 4 — цветок



видный (пленчатый), шестичленный, в два круга. Тычинок 6, обычно срастающихся с околоцветником. Гинецей ценокарпный из 3 сросшихся плодолистиков. Завязь верхняя, трех- или одногнездная с несколькими семязачатками. Столбик один, рыльце цельное. Плод — ценокарпий: чаще всего вскрывающаяся коробочка. Семена мелкие, с эндоспермом. Цветки до

цветения заключены в пленочный чехол. Соцветие зонтиковидное, располагающееся на верхушке безлистного побега — цветочной стрелке. Цветки могут выделять нектар для привлечения насекомых, что способствует перекрестному опылению. Для луковых характерно «живорождение», когда в соцветиях при основании цветоножек образуются небольшие луковички. Опадая и укореняясь, они дают нормально развитые растения. Такое «живорождение» очень характерно, например, для чеснока (*Allium sativum*), который почти не размножается семенами.

Характерным признаком луковых является наличие членистых млечников с млечным соком — латексом, в зеленых листьях и чешуях луковиц. Многие луковые содержат во всех тканях летучее чесночное масло (или близкое к нему) с серосодержащими соединениями — диаллилдисульфидом и диаллилтрисульфидом, определяющими специфический луковый или чесночный вкус и запах, а также витамины, особенно витамин С. Кроме того, в луковых найдены стероидные сапонины.

Многие виды лука (рис. 8.67) культивируются с глубокой древности в качестве пищевых и лекарственных растений: лук репчатый (*A. cepa*), чеснок (*A. sativum*), лук порей (*A. porrum*), лук батун (*A. fistulosum*).

Семейство амариллисовые — Amaryllidaceae

Семейство насчитывает около 65 родов и примерно 900 видов. Амариллисовые распространены преимущественно в тропиках и субтропиках.

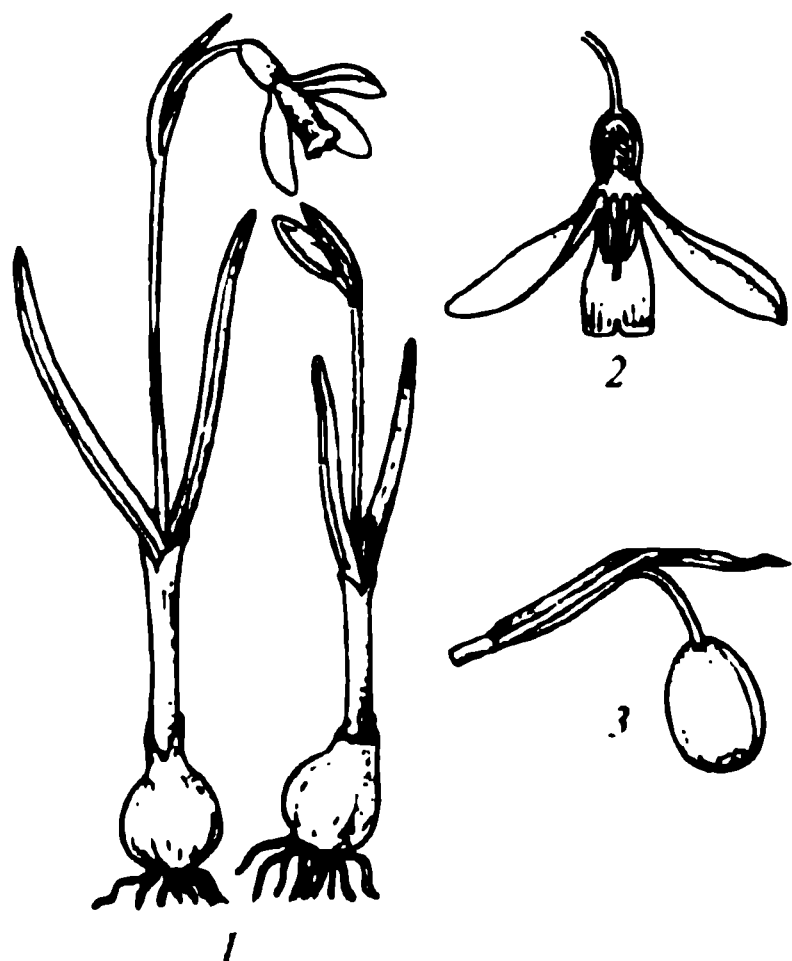
Паспорт семейства	
Количество родов — 65. видов — 900	
Цветок — общая формула $*P_{3+3}A_{3+3}G_{(3)}$	
Распространение — тропики, субтропики	
Жизненная форма — многолетние луковичные или корневищные травы	
Листья — прикорневые, простые линейные. без прилистников	
Соцветия — зонтиковидные	
Плоды — коробочка или ягода	
Важнейшие роды — нарциссы (<i>Narcissus</i>), галантусы (<i>Galanthus</i>)	

Жизненная форма — многолетние луковичные или корневищные травы (рис. 8.68). Листья плоские, линейные, собраны в прикорневой розетке. Цветки обоеполые, актиноморфные или зигоморфные, на длинных безлистных цветоносах. Околоцветник простой, обычно венчиковидный, ярко окрашенный, трехчленный. Свободные или срастающиеся в трубку 6 его листочков располагаются в 2 круга. Андроцей состоит из 6 тычинок, располагающихся чаще всего в 2 круга, а тычиночные нити прирастают к трубке околоцветника. У некоторых амариллисовых основания тычиночных нитей разрастаются, и образуется своеобразная «корона» над зевом околоцветника. Гинецей ценокарпный, из 3 плодолистиков. Завязь нижняя, трехгнездная, с несколькими или многими семязачатками. Столбик с головчатым или трехлопастным рыльцем. Соцветия зонтиковидные. Плод ценокарпный — вскрывающаяся коробочка или ягода. Семена с эндоспермом. У представителей семейства найдены алкалоиды.

Многие амариллисовые культивируют как красивоцветущие декоративные растения: нарциссы (*Narcissus*), галантусы (*Galanthus*). В качестве лекарственного растения используют некоторые виды алкалоидсодержащей унгернии (*Ungernia*).

Рис. 8.68 Амариллисовые. Галантус снежный (*Galanthus nivalis*):

1 — общий вид растения. 2 — цветок в разрезе. 3 — плод



Семейство агавовые — Agavaceae

Семейство насчитывает 10 родов и 400 видов, распространено преимущественно в тропических пустынях Америки. Жизненная форма очень специфичная: слабоветвящиеся древовидные растения — юкки (*Yucca*) или крупные бесстебельные розеточные листовые суккуленты — агавы (*Agave*). У нас эти растения выращиваются на Черноморском побережье, а также в оранжереях и зимних садах.

Из многих видов агавовых получают ценные технические волокна: особо ценное волокно, сизаль, дает, например, *сизалевая агав* (*A. sisaliana*). Некоторые агавы и юкки используют в медицине, а в Мексике из их сока получают популярные алкогольные напитки: пультке и текилу.

Порядок спаржевые — Asparagales

Порядок спаржевые включает 8 небольших семейств, из которых рассмотрим *ландышевые*, *спаржевые* и *иглицевые* как наиболее известные.

Семейство ландышевые — Convallariaceae

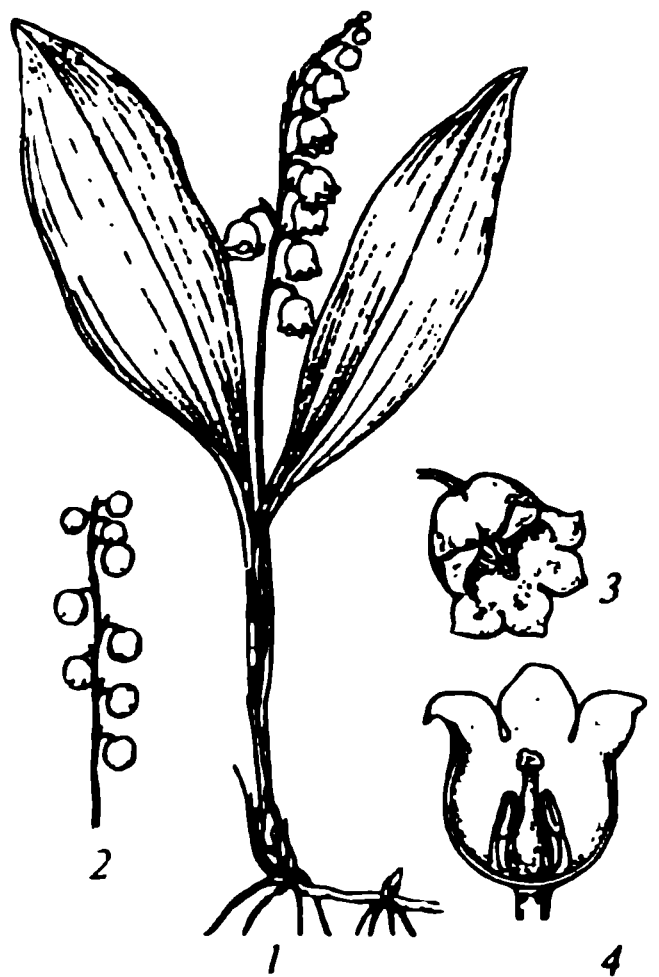
Семейство насчитывает 23 рода, объединяющие 230 видов, распространено главным образом в Северном полушарии.

<i>Паспорт семейства</i>
Количество родов — 23, видов — 230
Цветок — <i>общая формула</i> *P ₍₃₊₃₎ A ₃₊₃ G ₍₃₎
Распространение — <i>Северное полушарие</i>
Жизненная форма — <i>многолетние корневищные травы</i>
Листья — <i>простые, с дуговым жилкованием</i>
Соцветие — <i>кисть</i>
Плод — <i>ягода</i>
Важнейший род — <i>ландыш (Convallaria)</i>

Жизненная форма — многолетние корневищные травы. Листорасположение очередное. Листья простые, с дуговым жилкованием, могут отходить непосредственно от корневища или располагаться поочередно по всему стеблю. Цветки обоеполые, актиноморфные, обычно некрупные. Околоцветник простой, венчико-

Рис. 8.69. Ландыш майский (*Convallaria majalis*):

1 — общий вид растения; 2 — плоды (ягоды);
3 — цветок; 4 — цветок в разрезе



или чашечковидный, обычно трехчленный, реже двух- или четырехчленный. Доли околоцветника более или менее сросшиеся или почти свободные. Тычинок обычно 6, реже 4. Гинецей ценокарпный, сросшийся из 3, реже 2 плодолистиков. Завязь верхняя, столбик один. Число гнезд в завязи и количество рылец соответствуют числу плодолистиков. Соцветие кистевидное. Плод — чаще всего сочная ягода с немногими семенами. Семена с эндоспермом. Часто на семенах заметны образования, привлекающие муравьев. Опыление перекрестное.

Действующими веществами ландышевых являются сердечные гликозиды из группы карденолидов, а также стероидные сапонины. Классическим представителем семейства является ландыш майский (*Convallaria majalis*) (рис. 8.69), обычнейшее растение лесов европейской части России. Он находит применение в медицине в качестве кардиотонических (сердечных) средств.

Действующими веществами ландышевых являются сердечные гликозиды из группы карденолидов, а также стероидные сапонины. Классическим представителем семейства является ландыш майский (*Convallaria majalis*) (рис. 8.69), обычнейшее растение лесов европейской части России. Он находит применение в медицине в качестве кардиотонических (сердечных) средств.

Семейство спаржевые — Asparagaceae

В семействе 2 рода и примерно 300 видов. В России произрастают представители только одного рода — *аспарагус* (*Asparagus*) (рис. 8.70).

Распространены спаржевые главным образом в странах с засушливым климатом. Жизненная форма — многолетние корневишные травы. Листья редуцированы до пленчатых чешуй, а мелкие веточки превращены в филлокладии. Цветки раздельнополые, а растения двудомные. Плод — ягода.

Некоторые африканские виды спаржи — обычные комнатные растения. Молодые побеги *спаржи лекарственной* (*A. officinalis*) в Западной Европе употребляют в пищу как деликатесный овощ.

Семейство иглицевые — Ruscaceae

К немногочисленному семейству относятся 3 рода и 13 видов. Виды распространены большей частью в засушливых областях



Рис. 8.70. Спаржевые. Спаржа лекарственная (*Asparagus officinalis*):

1 — побег с плодами; 2 — пестичный цветок; 3 — зрелые плоды; 4 — тычиночный цветок; 5 — молодой бесхлорофильный побег

Средиземноморья; в России они встречаются лишь в Западном Предкавказье. Семейство характеризуется редукцией листьев. На одревесневающих побегах располагаются кожистые, с заостренной верхушкой, филлокладии, выполняющие функцию листьев (рис. 8.71). На поверхности филлокладиев развиваются однополые цветки. Из женских цветков образуются ярко-красные ягодообразные плоды. Виды родов *иглица* (*Ruscus*) и *даная* (*Danae*) широко используют как декоративные растения. Молодые побеги и зрелые ягоды иглиц съедобны, а семена можно использовать как заменитель кофе.

разные плоды. Виды родов *иглица* (*Ruscus*) и *даная* (*Danae*) широко используют как декоративные растения. Молодые побеги и зрелые ягоды иглиц съедобны, а семена можно использовать как заменитель кофе.



Рис. 8.71. Иглициевые. Иглица понтийская (*Ruscus panticus*):

1 — верхняя часть побега; 2 — плод; 3 — филлокладий; 4 — рыльце женского цветка; 5 — мужской цветок; 6 — женский цветок

Порядок диоскорейные — Dioscoreales

Порядок немногочисленный, насчитывает несколько семейств, распространенных по всему земному шару. Рассмотрим представителей семейств *диоскорейных* и *трилливых*.

Семейство диоскорейные — Dioscoreaceae

Семейство включает 5 родов и 650 видов, большая часть которых входит в род *диоскорея* (*Dioscorea*) (рис. 8.72). Представители семейства распространены преимущественно в тропиках и субтропиках. Отечественные диоскорейные произрастают на Кавказе и на Дальнем Востоке. Жизненная форма — многолетние травы и кустарники, часто растения, вьющиеся или лазящие. Подземными органами могут быть хорошо развитые клубни, реже — корневища. Листорасположение очередное. Листья простые цельные, нередко сердцевидные при основании, иногда лопастные.

Цветки раздельнополые: $\sigma^*P_{(3+3)}A_{3+3}G_0$; $\text{♀}^*P_{(3+3)}A_0G_{(3)}$ (тогда растения двудомные) и реже обоеполые. Околоцветник простой, из

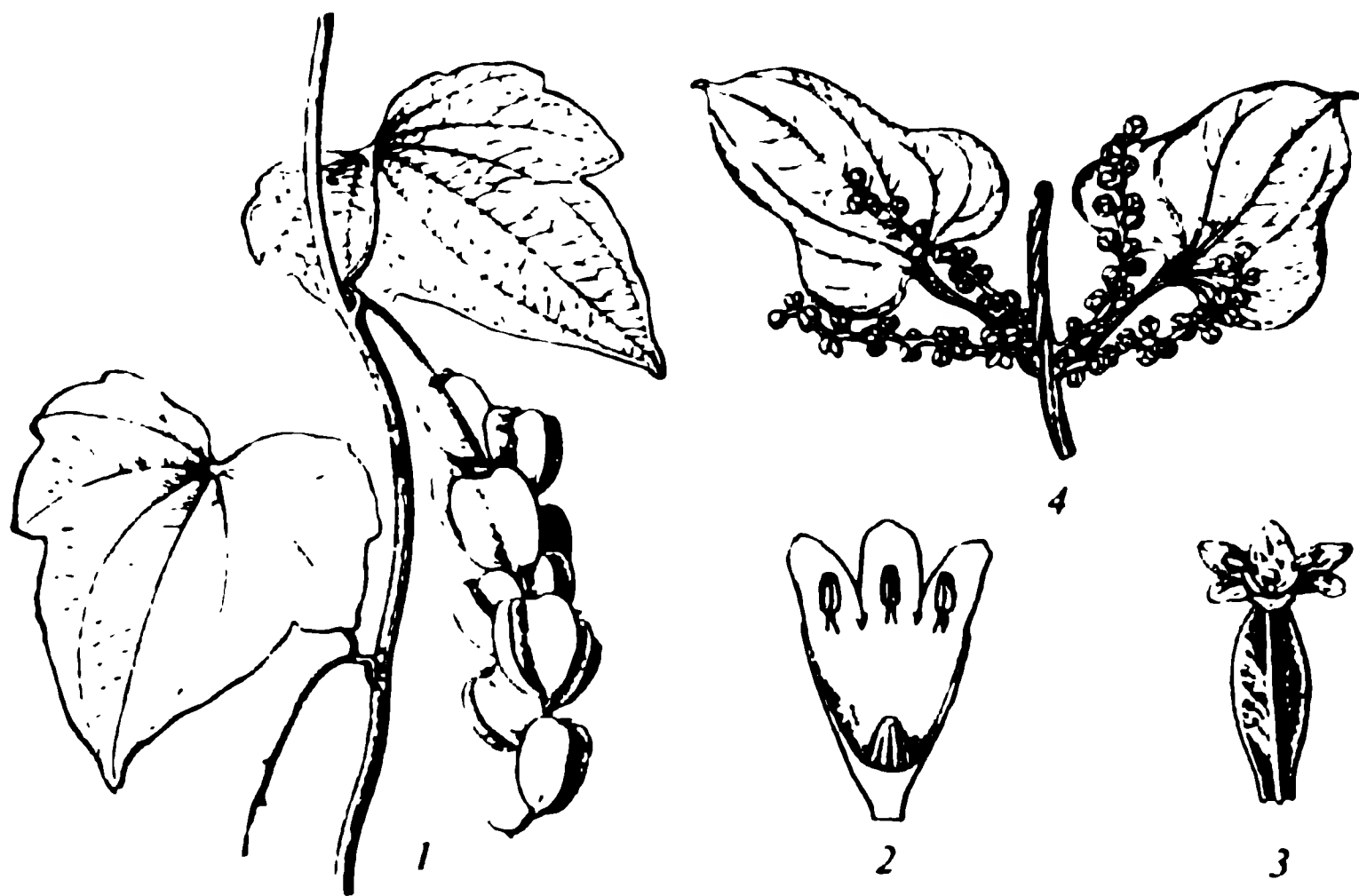


Рис. 8.72. Диоскорейные:

1—3 — диоскорея японская (*Dioscorea nipponica*): 1 — ветвь женского растения с плодами, 2 — мужской цветок в продольном разрезе, 3 — женский цветок; 4 — батат (*Dioscorea batatas*), часть ветви мужского растения

6 сросшихся в короткую трубку листочков, расположенных в 2 круга. Тычинок в мужских и обоеполых цветках 6, расположенных в 2 круга и прикрепленных тычиночными нитями к трубке околоцветника. Гинецей ценокарпный, из 3 плодолистиков. Завязь нижняя, трехгнездная. Столбик один, заканчивающийся трехлопастным рыльцем. Плоды — ценокарпии: крылатые вскрывающиеся коробочки, содержащие, как правило, крылатые семена. У видов рода *тамус* (*Tamus*) плод — ягода. Соцветия цимозные, мелкие.

Основными активными веществами диоскорейных являются стероидные сапонины. Из извлекаемых сапонинов синтезируют гормоны, с чем связано их применение в медицине. В России используют корневища *диоскорей японской* (*D. nipponica*), произрастающей на Дальнем Востоке, и *диоскорей кавказской* (*D. caucasica*), являющихся источником антисклеротического препарата.

Семейство трилливые — Trilliaceae

Семейство включает 4 рода и около 60 видов, распространенных в основном в Северном полушарии. Жизненная форма — многолетние невысокие травы. Цветки обоеполые, актиноморфные. Классическим представителем семейства является *вороний глаз четырехлистный* (*Padus quadrifolia*) (рис. 8.73). Растение имеет верхушечную мутовку из 4 листьев, четырехчленный цветок ($*P_{4+4}A_{4+4}G_{(4)}$) и иссиня-черную крупную ягоду. Из рода *триллиум* (*Trillium*) известны декоративные растения с белыми крупными цветками, произрастающие на Дальнем Востоке.

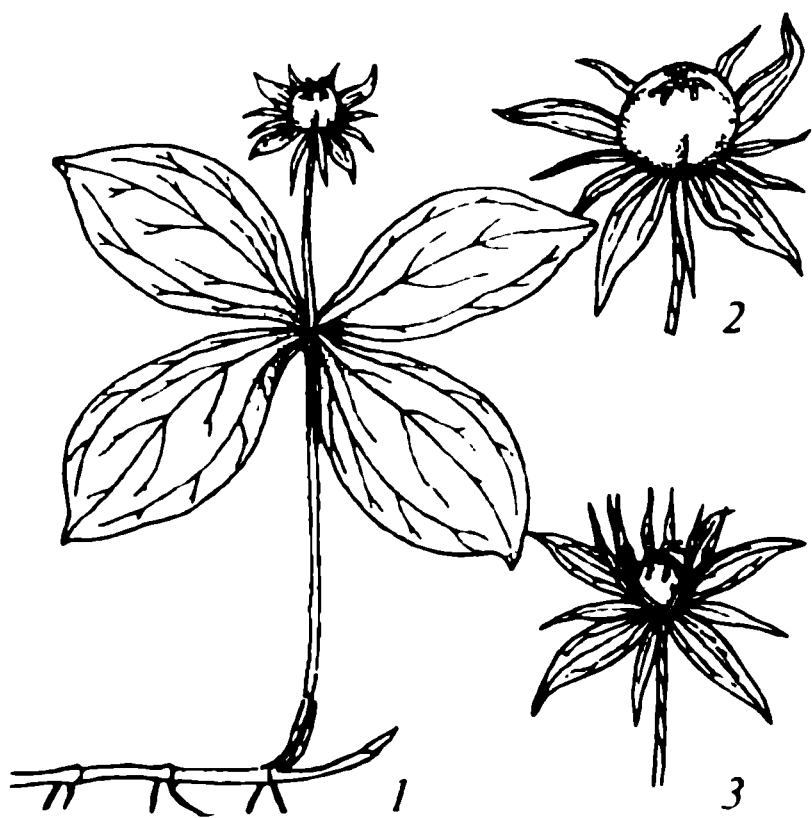


Рис. 8.73. Триллиевые. Вороний глаз четырехлистный (*Padus quadrifolia*):

1 — общий вид растения; 2 — плод;
3 — цветок

Порядок орхидные — Orchidales

К порядку относится единственное семейство *орхидные*.

Семейство орхидные — Orchidaceae

Орхидные — крупнейшее семейство, объединяющее 750 родов и около 25 000 видов; распространено повсеместно, но в основном в тропических странах.

Паспорт семейства	
Количество родов — 750, видов — 25 000	
Цветок — $\uparrow P_{3+3} A_1 G_{(3)}$ — ятрышник пятнистый (<i>Orchis maculata</i>)	
Распространение — повсеместно, в основном тропики	
Жизненная форма — многолетние наземные или эпифитные травы, лианы	
Листья — простые сидячие, обычно очередные	
Соцветия — колосовидные, кистевидные, метельчатые, одиночные	
Плоды — коробочка, редко — ягода	
Важнейшие роды — ятрышник (<i>Orchis</i>), любка (<i>Platantera</i>), ваниль (<i>Vanilla</i>)	

Жизненная форма — многолетние наземные или эпифитные травы (рис. 8.74). Эпифиты — растения тропиков. Эпифитные орхидные накапливают воду в воздушных корнях, имеющих толстый слой гигроскопической ткани. Но основными запасниками воды являются особые луковицеобразные утолщения стебля — «псевдобульбы», или «туберидии». Наземные орхидные умеренных широт имеют обычно два клубня с запасными питательными веществами. Прошлогодний клубень питает развивающийся стебель и к концу сезона отмирает, а второй разрастается и будет питать растение на следующий год.

Листорасположение очередное, чаще двурядное, редко супротивное или мутовчатое. Листья разнообразны по морфологическому строению: прикорневые и стеблевые, сидячие и черешковые, мясистые, часто с влагалищем. Иногда могут быть редуцированы.

Цветки внешне необычайно разнообразны, сложно устроены. Они почти всегда обоеполые, зигоморфные, с простым околоцветником из 6 листочков в два круга. Наружные листочки часто более или менее одинаковых размеров и неяркие по окраске. Внутренние листочки ярко окрашенные, различаются по величине и

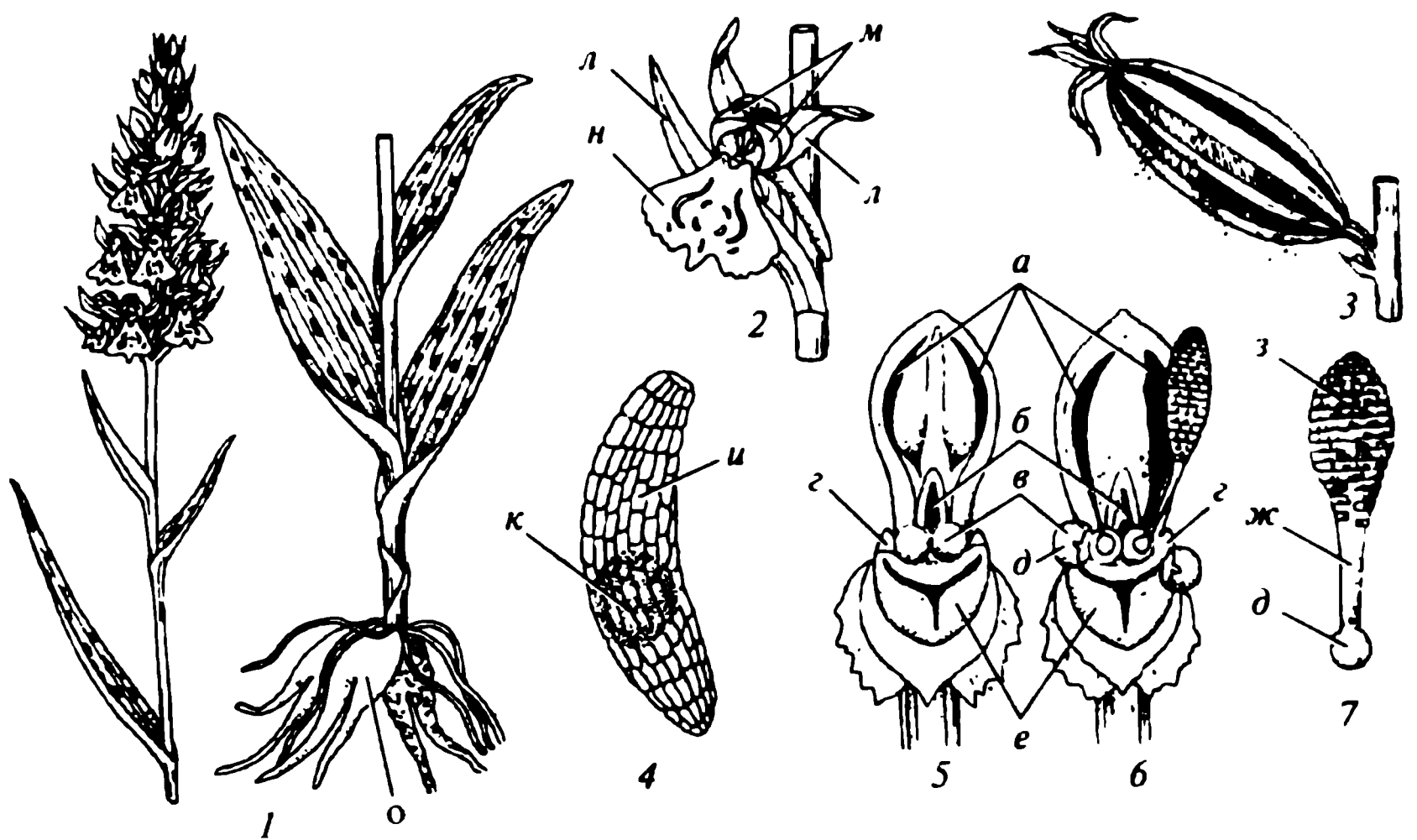


Рис. 8.74. Орхидные. Пальцекорник пятнистый (*Dactylorhiza maculata*):

1 — цветущее растение; 2 — цветок; 3 — раскрывшаяся коробочка; 4 — семя; 5 — колонка; 6 — колонка с удаленными кармашками и вынутыми из гнезда пыльника поллиnaireм; 7 — поллиnaire: а — гнезда пыльников, б — клювик, в — кармашки, г — стаминодии, д — прилипалец, е — рыльце, ж — ножка поллиnaire, з — поллиnaire, и — семенная кожура, к — зародыш, л — листочки наружного круга околоцветника, м — листочки внутреннего круга околоцветника, н — губа, о — пальчато-рассеченный корнеклубень

форме. Средняя доля обычно крупнее, окрашена ярко и образует так называемую губу, которая служит посадочной площадкой для насекомых. Андроцей редко состоит из 3 или 2 тычинок. Чаше всего тычинка одна, и она объединена со столбиком и рыльцем в единую структуру — *колонку* (гипостегий). Пыльца в пыльниках сливается в округлые тела (от 2 до 8) — *поллинии*. Консистенция поллиний бывает от мучнистой до совершенно твердой. Гинецей ценокарпный, состоит из 3 плодолистиков. Завязь всегда нижняя, обычно одно-, очень редко трехгнездная. Соцветия в основном колосовидные, кистевидные или метелковидные, но иногда развивается только один крупный цветок. У тропических орхидей длина соцветий может достигать нескольких метров. Для цветков орхидных характерно опыление насекомыми, но нередко встречается и самоопыление. Плоды орхидных — ценокарпии: коробочки, вскрывающиеся 3(6) щелями, крайне редко встречаются ягоды. Семена очень мелкие, многочисленные, разносятся ветром. Семена не содержат никаких пищевых запасов, поэтому семенное прорастание возможно только при симбиотическом взаимодействии семени с определенными почвенными грибами.

У орхидных в корнеклубнях найдены полисахариды; в мясистых плодах центральноамериканской лианы *ванили плосколистной* (*Vanilla plantobifolia*) содержится ванилин — ароматическое вещество фенольной природы; у многих обнаружены алкалоиды необычного строения. Найдены также фенолокислоты, танниды, флавоноиды, кумарины и терпеноиды.

Многие орхидные культивируются в качестве декоративных растений: *дендробиум* (*Dendrobium*), *цимбидиум* (*Cymbidium*), *ванда* (*Vanda*). В настоящее время разработано и широко применяется выращивание орхидных с помощью культуры тканей. В нашей флоре наиболее обычны виды родов *любка* (*Platanthera*), *пальцекорник* (*Dactylorhiza*), *кокушник* (*Gymnadenia*), *ятрышник* (*Orchys*) и др.

В медицине используется «салеп» — клубни корневого происхождения ятрышников, содержащие около 50 % слизистых веществ, 5 — 15 % белков и др. Слизь ятрышников применяется как очень хорошее обволакивающее противовоспалительное средство при заболеваниях желудочно-кишечного тракта и верхних дыхательных путей.

Порядок осоковые — Cyperales

К порядку относится только одно семейство *осоковые*.

Семейство осоковые — Cyperaceae

Семейство достаточно обширное, включает около 120 родов и 5 600 видов.

Паспорт семейства
Количество родов — 120, видов — 5 600
Цветок — *♂P ₀ A ₃ G ₀ ; *♀P ₀ A ₀ G ₍₃₎ или 1 — <i>осока пузырчатая</i> (<i>Carex vesicaria</i>); *P ₆ A ₃ G ₍₃₎ или 1 — <i>камыш озерный</i> (<i>Scirpus lacustris</i>)
Распространение — повсеместно
Жизненная форма — многолетние корневищные травы
Листья — очередные, простые, узкие, сидячие, с листовым влагалищем
Соцветия — головчатые, зонтиковидные, метельчатые, сложные колосовидные
Плод — орех
Важнейшие роды — <i>сыть</i> (<i>Cyperus</i>), <i>пушица</i> (<i>Eriophorum</i>), <i>камыш</i> (<i>Scirpus</i>)

Жизненная форма — многолетние корневищные травы, реже однолетние. Распространены по всему земному шару, но более широко представлены в умеренном климате. Игрют существен-



Рис. 8.75. Осоковые:

А — камыш озерный (*Scirpus lacustris*): 1 — общий вид растения; 2 — колосок; 3 — цветок, Б — осока пупырчатая (*Carex vesicaria*): 1 — общий вид растения; 2 — тычиночный цветок с крюющим листом; 3 — пестичный цветок с продольно срезанным мешочком; 4 — пестичный цветок с крюющим листом

ную роль в формировании растительного покрова заболоченных территорий всех климатических зон. Стебли чаще трехгранные, но могут быть и округлыми. Листорасположение трехрядное (рис. 8.75). Листья, как правило, линейные, сидячие, с плотно охватывающими цветоносный побег замкнутыми влагалищами. Цветки мелкие, невзрачные, обоеполые или однополые (при этом растения могут быть одно- или двудомными).

Околоцветник, если имеется, простой, состоит из 6 или 3 чешуй; часто видоизменен и превращен в щетинки или волоски. Тычинок в обоеполых и мужских цветках обычно 3, но может быть больше или меньше. Гинецей из 3, реже из 2 сросшихся плодolistиков. Завязь верхняя, с одним семязачатком. Столбик один, с 2—3 довольно длинными рыльцами. У осок женский цветок заключен в мешочек, представляющий собой колбовидное образование (из-за срастания краев прицветника), открытое сверху. Плод осоковых псевдомонокарпный — орех, заключенный в мешочек. Мешочки — специализированные образования для защиты завязи и плода, а также для распространения плодов на большие расстояния. Мешочки с плодами заполняются воздухом и хорошо сплавляются по воде, разносятся ветром в условиях пустынь, например у *осоки вздутой* (*Carex rostrata*). Семя одно, с обильным эндоспермом. Почти все осоковые — ветроопыляемые растения.

Соцветия простые: головчатые, зонтиковидные, метельчатые, кистевидные или сложные колосовидные.

Многие осоковые богаты кремнеземом, поэтому малопригодны в качестве корма для животных.

В химическом составе представителей осоковых были обнаружены эфирные и жирные масла, таниды, фенолокарбоновые кислоты, флавоноиды, сесквитерпеноиды. Из *осоки парвской* (*C. brevicollis*) был выделен алкалоид бревиколлин, который некоторое время применялся в медицине в качестве маточного средства. Сейчас осоки медицинского значения не имеют. Многие пушицы (*Euphorium*), обильно встречающиеся на болотах, — важнейшие торфообразователи. Из стеблей *нильского папируса* (*Cyperus papyrus*) много веков получали первую бумагу — папирус.

Порядок злаки (чешуецветные) — Poales

Порядок включает единственное семейство *злаки*.

Семейство злаки — Gramineae, или Poaceae

Это достаточно большое семейство включает 900 родов и около 11 000 видов, распространено по всему земному шару, но господствует на лугах, в степях, прериях и саваннах.

Паспорт семейства
Родов — 900, видов — 11 000
Цветок — общая формула $\uparrow P_{(2)+2} A_3 G_{(2)} \text{ или } (3)$
Распространение — повсеместно
Жизненная форма — многолетние, реже однолетние травы
Листья — очередные, простые сидячие, линейные или узколанцетные, с листовым влагалищем
Соцветия — метелки, кисти, початки или колосья
Плод — зерновка
Важнейшие роды — рис (<i>Oryza</i>), пшеница (<i>Triticum</i>), кукуруза (<i>Zea mays</i>), рожь (<i>Secale</i>)

Жизненная форма — многолетние и (реже) однолетние травы, но преобладают многолетние корневищные виды. Есть растения (например, бамбук) с одревесневающим стеблем (достигающим 20—40 м высоты), но без вторичного роста, так как у всех однодольных отсутствует камбий. Стебель почти всех представите-

лей семейства — цилиндрическая соломина. Соломина имеет хорошо выраженные узлы и полые междоузлия с интеркалярной меристемой при их основании. Междоузлия и сердцевина междоузлий (редко) выполнены паренхимой (кукуруза, сахарный тростник). Листорасположение очередное, двухрядное, редко трехрядное. Листья простые сидячие, линейные или узколанцетные с листовым влагалищем. При основании листовой пластинки очень часто имеется перепончатый вырост, называемый *язычком*, или *лигулой*. Влагалище защищает интеркалярную меристему, а язычок препятствует затеканию воды.

Цветки мелкие невзрачные, сильно редуцированные, обычно обоеполые, раздельнополые редко, например у *кукурузы (Zea)*. Околоцветник простой, чашечковидный, у большинства злаковых наружный круг околоцветника состоит из 2 сросшихся листочков. Внутренний круг состоит из 2 несросшихся пленочек (лодикул), которые во время цветения набухают и раздвигают нижнюю и верхнюю чешуи, вызывая этим распускание цветка. Полагают, что это остатки околоцветника. Для андроея однодольных характерно наличие 2 кругов тычинок; у ржи, как правило, сохраняются 3 тычинки наружного круга. Тычинок может быть и меньше (1 — у цинны, 2 — у душистого колоска). У бамбука и сахарного тростника тычинок 6, и тогда они располагаются в 2 круга. Гинецей состоит из 2, реже из 3 сросшихся плодолистиков. Столбик один, рыльце перистое, чаще двухлопастное (у бамбука — трехлопастное). Завязь верхняя, одногнездная, с одним семязачатком. Злаки — ветроопыляемые растения, причем опыление перекрестное.

Цветки собраны в очень характерные для всего семейства элементарные соцветия — *колоски*, составляющие основу сложных ботрических соцветий различного типа, таких, как метелки, кисти, початки или колосья. Каждый элементарный колосок может содержать от одного до многих цветков. Он состоит из оси, у основания которой располагаются 2 чешуи — верхняя и нижняя колосковые. Нередко чешуя заканчивается шетинистым выростом — *остью*. *Колосковые чешуи* — это видоизмененные листья. Выше колосковых чешуй на оси располагаются цветки, количество которых имеет важное систематическое значение. Плод злаков псевдомонокарпный — зерновка, у которой пленчатый околоплодник обычно плотно прилегает к семенной кожуре или срастается с ней (рис. 8.76). У некоторых тропических бамбуков плод ягодовидный, с мясистым околоплодником и сильно редуцированной семенной кожурой, или ореховидный с одревесневающим перикарпием. Большую часть семени составляет эндосперм. Зародыш сравнительно небольшой.

Для представителей семейства характерно вегетативное размножение с помощью ползучих корневищ или укореняющихся побегов.

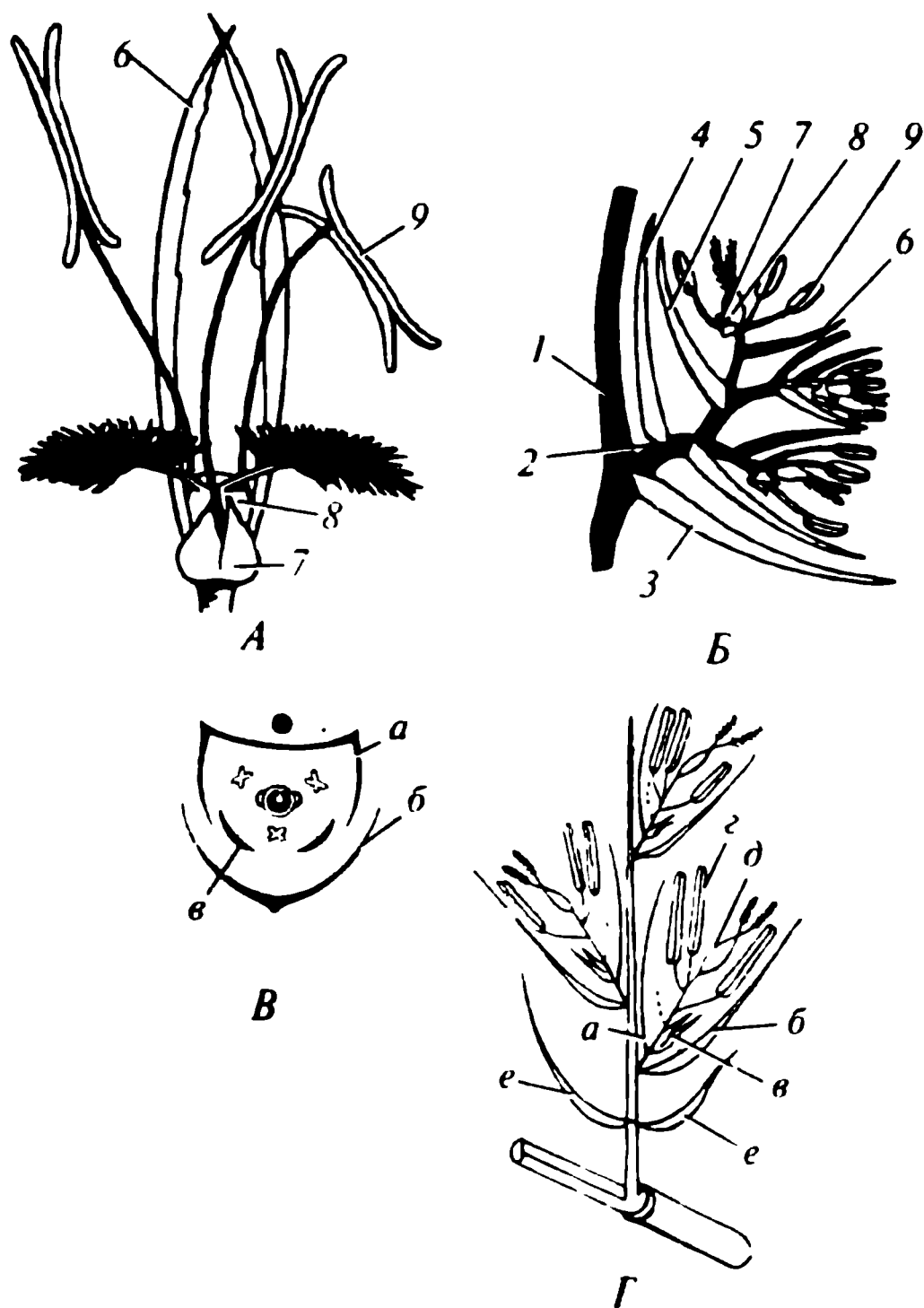


Рис. 8.76. Цветок и колосок злака (схема):

А — цветок; *Б* — трехцветковый колосок: 1 — ось сложного соцветия (колос, метелка и т. п.); 2 — ось колоска; 3 — нижняя колосковая чешуя; 4 — верхняя колосковая чешуя; 5 — нижняя цветковая чешуя; 6 — верхняя цветковая чешуя; 7 — лодикулы; 8 — гинецей; 9 — тычинка; *В* — диаграмма; *Г* — схема строения трехцветкового колоска фестукоидного злака (*а* — верхняя цветковая чешуя; *б* — нижняя цветковая чешуя; *в* — лодикулы; *г* — тычинки; *д* — пестик; *е* — колосковые чешуи)

Химический состав злаков достаточно разнообразен. Прежде всего следует отметить наличие в зерновках трех основных компонентов пищи: белков, жиров, углеводов. Именно эти вещества обеспечивают исключительное значение злаков в питании человека (хлеб, крупа, сахар). В первую очередь к таким растениям относятся *рис* (*Oryza*), ежегодные сборы которого приблизились к 500 млн т, *пшеница* (*Triticum*), дающая больше 400 млн т зерна, *кукуруза* (*Zea mays*) — ежегодно около 150 млн т зерновой продукции. Далее за ними следуют *рожь* (*Secale*), *ячмень* (*Hordeum*), *овес* (*Avena*), *просо* (*Panicum*), *сахарный тростник* (*Saccharum*).

В злаках также обнаружены сапонины, цианогенные гликозиды, фенолокислоты, кумарины, флавоноиды и герпеноиды, из-

редка встречаются алкалоиды. Среди злаков есть очень важные кормовые растения: *пырей* (*Agropyron*), *овсяница* (*Festuca*), *мятлик* (*Poa*); за ними следуют *лисохвост* (*Alerescirus*), *timoфеевка* (*Phleum*) и др.

В медицине при производстве разнообразных лекарственных форм важную роль играет крахмал злаков, главным образом *пшеницы*, *риса* и *кукурузы*; в качестве желчегонного средства употребляют столбики с рыльцами цветков кукурузы.

ПОДКЛАСС АРЕЦИДЫ — ARECIDAЕ

Арециды включают 4 порядка, 7 семейств, 344 рода и около 6 500 видов. Очень древняя линия эволюции однодольных, характеризующаяся постепенным упрощением цветка, имевшего то же строение, что и у большинства представителей подкласса лилии. Почти всегда этот процесс сочетается с образованием сложных соцветий, имеющих сильно развитый кроющий лист или покрывало. Наблюдается переход к вторично древесным формам (пальмы, панданусы), к эпифитному (ароидные) и свободно плавающему образу жизни (рясковые). Одна из значительных особенностей арецид — наличие древовидных форм с крупными листьями, дифференцированными на ясно выраженные черешок и пластинку.

Порядок пальмы — Arecales

Включает единственное семейство *пальмы*.

Семейство пальмы — Arecaceae, или Palmae

Семейство объединяет около 210 родов и 3 000 видов.

<i>Паспорт семейства</i>
Количество родов — 210, видов — 3 000
Цветок — *♂P ₀ A ₃₊₃ G ₀ ; *♀P ₃₊₃ A ₀ G ₍₃₎ или 1
Распространение — <i>тропики, субтропики</i>
Жизненная форма — <i>вечнозеленые деревья, реже кустарники и лианы</i>
Листья — <i>очередные, перисто- или пальчато-веерорассеченные</i>
Соцветия — <i>метельчатые</i>
Плоды — <i>костянка, ягода</i>
Важнейшие виды — <i>кокосовая пальма</i> (<i>Cocos nucifera</i>), <i>финиковая пальма</i> (<i>Phoenix dactylifera</i>), <i>масличная пальма</i> (<i>Elaeis guinensis</i>)

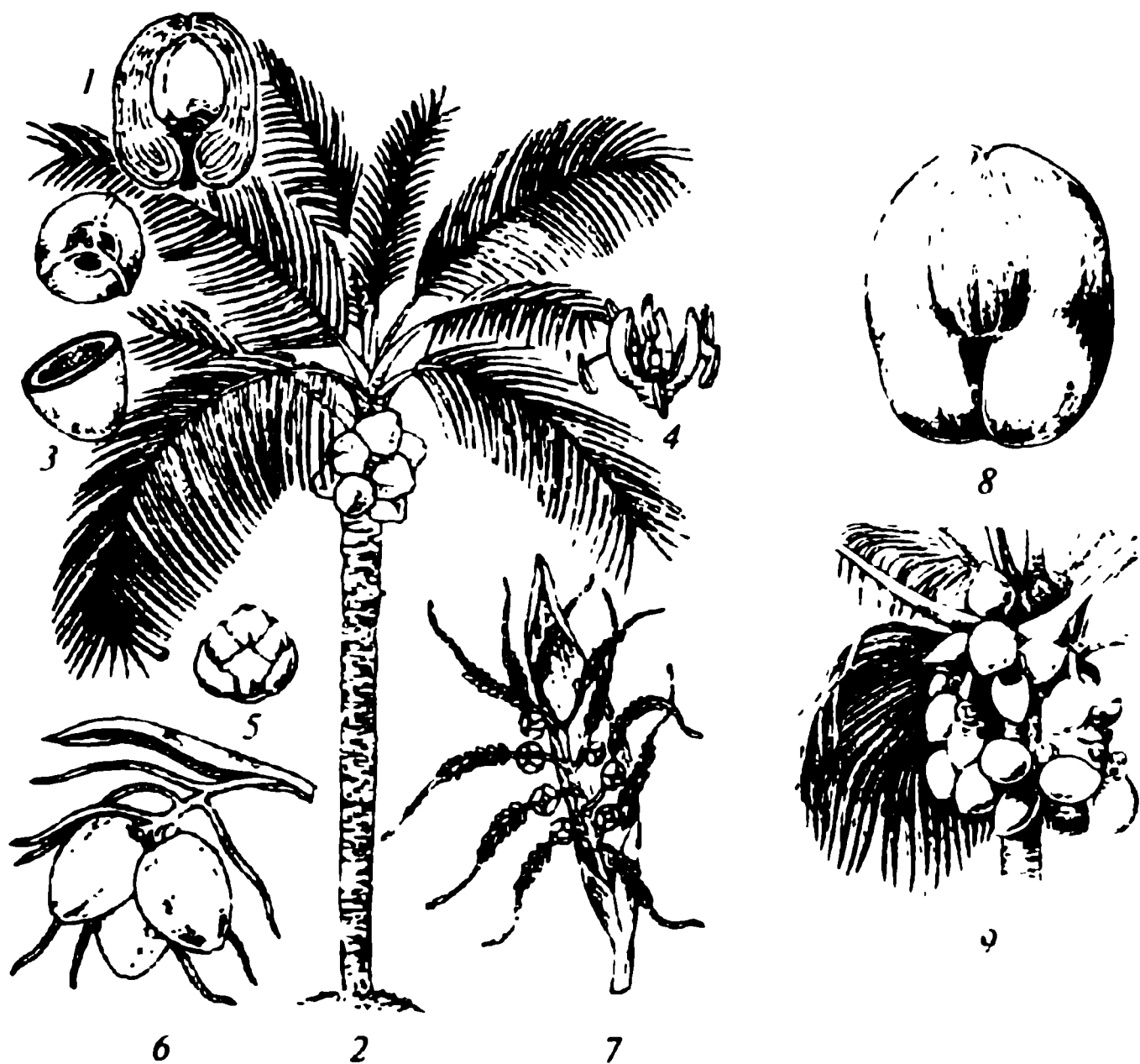


Рис. 8.77. Пальмы:

1—7 — кокосовая пальма (*Cocos nucifera*): 1 — плод в разрезе; 2 — общий вид растения; 3 — семя со стороны проростковых пор и его разрез; 4 — тычиночный цветок; 5 — пестичный цветок; 6 — плоды; 7 — соцветие; 8, 9 — сейшельская пальма (*Lodoicea maldivica*): 8 — часть женского растения с плодами, 9 — двулопастный эндокарпий с семенами

Пальмы — семейство древовидных однодольных, жизненная форма которых представлена вечнозелеными деревьями с колонновидными стволами и пучком листьев на вершшке, реже кустарниками и лианами (рис. 8.77). Пальмы распространены преимущественно в тропических и субтропических областях мира. Листорасположение очередное. Листья очень крупные, до 14 м в длину (самые крупные из известных), влагалищные, ясно расчлененные на черешок и пластинку. В почке листья цельные, позже расщепляются и становятся перисто- или пальчато-веерорасчлененными. Они собраны в виде пучка на вершшке ствола, причем число листьев характерно для каждого вида. Цветки пальм раздельнополые, реже обоеполые. Нередко наблюдается двудомность. Околоцветник простой, трехчленный, в 2 кругах. Андроцей состоит из 6 тычинок (в 2 кругах), реже из 3 или множества. Гинецей ценокарпный, из 3 плодолистиков. Завязь верхняя. Плоды сухие или мясистые костянки, реже ягодообразные. Обычно они

односеменные, но иногда 2-, 3-, 10-семенные. Соцветия метельчатые, часто собранные из початков или (реже) колосьев. При основании метельчатого соцветия имеется один или несколько кроющих листьев (покрывало).

Для некоторых пальм характерна монокарпия, когда величественные деревья после единственного цветения и плодоношения полностью отмирают. Пальмы — насекомо- или ветроопыляемые растения.

По значению в жизни человека пальмы уступают лишь злакам, бобовым и пасленовым. Пальмы дают пальмовые жирные масла, съедобные плоды и семена, крахмал из стеблей (так называемое саго), сахар, древесину для строительства, разнообразное техническое сырье и т.д. Важнейший представитель семейства — *кокосовая пальма* (*Cocos nucifera*), широко распространенная в культуре во всех тропических зонах. Плоды на ее плантациях собирают несколько раз в год, через 2—3 месяца. *Финиковая пальма* (*Phoenix dactylifera*) в диком виде не встречается и широко культивируется в Северной Африке: Она дает известные плоды — финики, а ее листья используются как кровельный материал, для плетеных изделий и т.д. *Масличная пальма* (*Elaeis guinensis*) культивируется в основном в Африке, а также в Южной Америке. Плод — костянка с оранжевой мякотью мезокарпа, в котором содержится до 70 % жирного масла, идущего на технические нужды. Из семян получают пищевое масло, а жмых семени богат протеином.

Порядок аронниковые — Arales

Порядок объединяет два семейства — *аронниковые* и *рясковые*. Ниже рассмотрено только семейство аронниковые.

Семейство аронниковые, или ароидные — Araceae

Аронниковые — крупное семейство, объединяющее около 110 родов и около 2 500 видов, распространенных преимущественно в тропиках и субтропиках обоих полушарий. Встречаются весьма широко по низинным болотам и по прибрежным местообитаниям: у озер, ручьев и рек.

<i>Паспорт семейства</i>
Количество родов — 110, видов — 2 500
Цветок — *P ₃₊₃ A ₆ G ₍₃₎ — <i>аир обыкновенный</i> (<i>Acorus calamus</i>)
Распространение — <i>тропики и субтропики</i>

Жизненная форма — водные травы или древовидные растения
Листья — очередные; простые, обычно черешковые, с листовой пластинкой очень разнообразной формы, с влагалищами
Соцветие — початок
Плоды — одно- или многосеменные, обычно ярко окрашенные ягоды, собранные в плотное соплодие
Важнейший род — аир (<i>Acorus</i>)

Жизненная форма — болотные травы или древовидные растения. Характерны толстые корневища и клубни. Среди тропических форм встречаются вьющиеся и лазающие формы с многочисленными воздушными корнями, всасывающие атмосферную влагу с помощью особых гигроскопических мертвых клеток, например виды рода *монстера* (*Monstera*). Листорасположение очередное, часто двухрядное. Листья простые, обычно черешковые, с влагалищем, с более или менее широкой листовой пластинкой, реже — узкой.

Цветки актиноморфные, обоеполые или раздельнополые, невзрачные, с простым 4-, 6-членным околоцветником, в 2 кругах. Андроцей состоит из 6 или 4 тычинок в 2 кругах, свободных или сросшихся. Гинецей из 2—3 сросшихся плодолистиков. Завязь верхняя, 1-, 3-гнездная, с различным числом семязачатков. Рыльце, как правило, сидячее. Семена с эндоспермом. Плоды чаще всего ягоды, собранные в плотное соплодие. Соцветие — початок, у которого мужские цветки занимают верхнюю часть, а женские — нижнюю. В основании початка часто располагается ярко окрашенное *покрывало* разнообразнейших форм. Оно образует скользкую трубку, играющую роль ловушки для падальных насекомых-опылителей, привлекаемых специфическим запахом (иногда даже фекальным). Реже цветки аронниковых обладают приятным ароматом и опыляются нектарособирающими перепон-

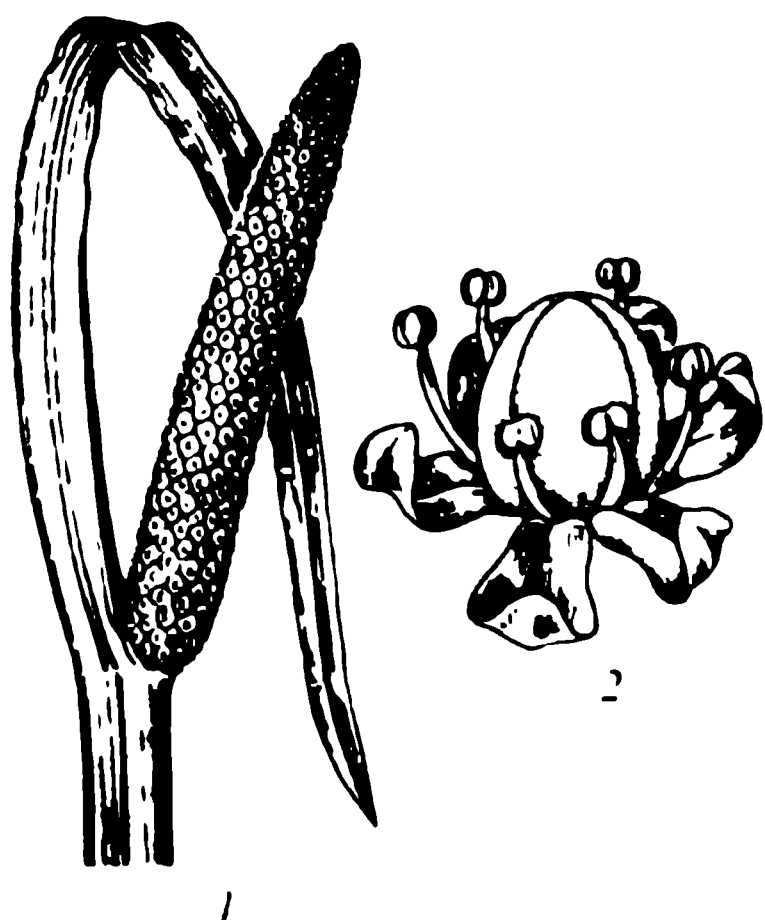


Рис. 8.78. Аронниковые. Аир обыкновенный (*Acorus calamus*):
1 — соцветие (початок) на верхушке побега (соцветию противостоит покрывало); 2 — цветок

чатокрылыми. Многие представители семейства имеют млечники, содержащие латекс.

Химический состав аронниковых представлен сапонинами, таннидами, фенолокислотами, терпеноидами, эфирными маслами. Присутствие аминов и цианогенных гликозидов делает аронниковых ядовитыми. К важнейшим крахмалоносным растениям тропиков относится *тапо* (*Colocasia esculenta*), которое используется наряду с картофелем; его крупные клубни имеют массу до 4 кг. Соплодия *монстеры деликатесной* (*Monstera deliciosa*) обладают превосходными вкусовыми качествами и приятным ароматом.

Наиболее широко распространенными растениями болот являются *белокрыльник* (*Calla palustris*) и *айр обыкновенный* (*Acorus calamus*) (рис. 8.78). Из корневищ айра получают лекарственные препараты, применяемые при заболеваниях желудочно-кишечного тракта. Корневища *криптокорины спиральной* (*Cryptocoryne spiralis*), или *индийской ипекакуаны*, используются в качестве рвотного средства.

Глава 9

ОСНОВЫ БОТАНИЧЕСКОЙ ГЕОГРАФИИ РАСТЕНИЙ

Ботаническая география — наука о растительном покрове Земли, распространении и закономерностях размещения в нем различных растительных сообществ (фитоценозов). Появление ее как науки связано с трудами Александра Гумбольдта и относится к 1807 г., когда ученый опубликовал свою работу «Идеи о географии растений».

При изучении ботанической географии можно выделить следующие разделы: *флористическая география, экология растений, геоботаника.*

ФЛОРИСТИЧЕСКАЯ ГЕОГРАФИЯ

География растений занимается изучением закономерностей размещения растений по земной поверхности. Каждый растительный вид находится на земной поверхности в огромном количестве особей, обитающих на определенной площади, представляющей *ареал* вида. Площади ареалов, т. е. области распространения видов, могут варьировать очень широко. Так, виды, встречающиеся на большей части обитаемых областей Земли, называются растениями *космополитами*. Таковыми являются, например, водные растения — тростник, частуха подорожниковая, виды рдеста и сорные растения — мокрица, осот, одуванчик. Если растения встречаются лишь на какой-то определенной площади, то они называются *эндемиками*. К эндемикам относятся, например, ряд меловых видов — *линария меловая, силена меловая, полынь белая*. Замечательный каучуконос тау-сагыз является эндемиком Сырдарьинского Каратау и Туркестанского хребта.

Ареалы по своим очертаниям независимо от размеров имеют различные типы строения. Различают ареалы сплошные и разорванные. Сплошной ареал представляет собой целостную площадь обитания вида. В случае разорванного ареала площадь обитания вида распадается на несколько отдельных частей, удаленных друг от друга.

Ареалы видов могут быть *устойчивыми*, если вид во всех направлениях достиг своих границ, и *неустойчивыми*, если он находится в состоянии расселения и границы его еще не определились. Причины неустойчивости ареалов могут быть различными:

- 1) вид не достиг своих климатических границ;
- 2) вид не достиг своих почвенных границ;
- 3) вид в результате угасания сокращает площадь ареала;
- 4) вид изменяет ареал в связи с геологическими причинами;
- 5) вид сокращает или расширяет свой ареал в результате воздействия человека.

Совокупность видов растений, которые населяют или населяли данные территории, по определению А. И. Толмачева, можно назвать *флорой*. Группы видов с более или менее совпадающим ареалом представляют собой определенные элементы флоры, причем каждая группа есть особый элемент (имеется в виду географический элемент).

В других случаях флору анализируют по тому, откуда и когда пришли виды на данную территорию, — в таких случаях говорят об исторических элементах флоры.

Основные географические элементы флоры. Эти элементы представлены девятью группами видов.

1. *Арктический* — группа видов, ареалы которых находятся на Крайнем Севере (береза карликовая, ива полярная, багульник болотный, шикша, лишайники).

2. *Северный, или бореальный*, — группа видов с ареалами в области северной части лесной зоны (ель, сосна, рябина, осина, брусника, кислица).

3. *Среднеевропейский* — группа видов с ареалами в Средней Европе (дуб, клен, ясень, бук, граб и травянистые виды — копытень, петров крест, медуница). Эта группа растений более теплолюбива по сравнению с предыдущей.

4. *Атлантический* — группа видов с ареалами в западных районах европейской части России (бересклет, восковник).

5. *Понтический* — группа видов южнорусских степей, встречающихся также в румынских и венгерских степях (горицвет весенний, коровяк фиолетовый, ракитник).

6. *Средиземноморский* — группа видов, распространенных в сухих областях, окружающих Средиземное море, а на востоке растущих в Крыму и на Кавказе. Это в основном вечнозеленые деревья и кустарники (самшит, мирт).

7. *Центральноазиатский* — группа видов с ареалами по горным цепям Средней Азии, Тянь-Шаня, Памира, Алтая (грецкий орех, арча, тау-сагыз, эремурус, мак, ирисы).

8. *Туранский* — группа видов с ареалом в Туранской низменности Средней Азии. Это элемент пустынного характера, типичный представитель — полынь.

9. *Маньчжурский* — группа видов с ареалом в Маньчжурии (маньчжурский орех, разнолистная лещина).

Флористические области. На основании современного распределения семейств и родов растений на континентах земной шар поделен на ряд флористических областей. Флора каждой из них внутри себя сравнительно однообразна по происхождению. Большинство авторов делят флору суши Земли на шесть царств (некоторые авторы выделяют еще особое *океаническое царство*, охватывающее весь Мировой океан).

1. *Голарктическое царство* — занимает всю Европу и Азию (без Индостана и Индокитая), Северную Америку и Северную Африку, Китай и Японию, всю Арктику, умеренные и субтропические широты до тропика Рака. Общие черты флоры голарктического царства говорят о едином материке, некогда существовавшем на месте Европы, Азии и Северной Америки.

2. *Палеотропическое царство* — занимает тропическую Африку, субтропическую Южную Африку до Капской провинции, Аравию, Индостан, Индокитай, Индонезию, Филиппинские острова, острова Полинезии, Меланезии, Северную Австралию. Сходство их флоры говорит о том, что некогда эти территории были также в общем массиве.

3. *Неотропическое царство* — занимает большую часть Мексики, Центральную Америку до 40° ю.ш. и острова Тихого океана. Название царства соответствует его расположению в тропиках Нового Света.

4. *Австралийское царство* — занимает Австралию и Тасманию. Из 12 тысяч видов 9 тысяч составляют эндемики.

5. *Капское царство* — занимает Капскую провинцию ЮАР.

6. *Голантарктическое царство* — занимает южную оконечность Южной Америки, Огненную землю и острова Антарктики.

Современная флористика считает, что любая флора состоит из видов, относящихся к трем основным категориям:

1) виды, возникшие и сформировавшиеся на данной территории, — *автохтонные* виды;

2) виды, сформировавшиеся в других местах и проникшие на данную территорию в процессе расселения, — *аллохтонные* виды;

3) остатки флор минувших геологических эпох — *реликтовые* виды.

Любая флора — это исторически сложившийся комплекс видов, включающий элементы разного происхождения и разного возраста.

Флора — динамическое образование, изменяющееся во времени и пространстве.

Историческая география изучает историю формирования и развития флоры как результат развития в прошлом, особенно со времен появления цветковых растений.

Знания о флоре необходимы для поиска диких сородичей культурных растений, а также для рационального использования и сохранения растительного мира.

ЭЛЕМЕНТЫ ЭКОЛОГИИ РАСТЕНИЙ

Экология — наука о взаимоотношениях живых организмов друг с другом и с окружающей средой. Термин «экология» был впервые предложен немецким биологом Эрнстом Геккелем в 1866 г. Как самостоятельная биологическая дисциплина экология выделилась в начале XX в. Современную экологию можно охарактеризовать как междисциплинарную область, развивающуюся на стыке биологии, физики, химии и общественных наук.

Экология растений изучает влияние среды обитания на растительные объекты. Растение, как и всякий другой организм, неотделимо от внешних условий, в которых оно существует. Особенно сильно проявляется эта зависимость вследствие малой подвижности растений и большой поверхности соприкосновения надземной его массы с воздухом, а подземной — с почвой.

Между растениями и средой существует постоянное взаимное влияние. Экология изучает не только влияние отдельных факторов среды на растения, но и влияние растений на климат, почву (на почвообразовательные процессы, структуру почвы, ее химизм, микрофлору, режим грунтовых вод).

В экологических исследованиях выделяют два направления — аутэкологию и синэкологию. *Аутэкология* изучает отдельное растение, его взаимоотношение с другими организмами и окружающей средой, тогда как *синэкология* рассматривает растительные сообщества.

Чтобы правильно оценить экологическую обстановку, требуется учет всех взаимодействующих факторов. Для этого используется несколько видов исследований. Популяционные исследования используют математические модели роста, саморегулирования и уменьшения численности тех или иных видов. При исследовании сообществ особое внимание уделяется определению и описанию растений, их взаимодействию друг с другом. Экосистемные исследования изучают поток энергии и круговорот веществ между живыми и неживыми компонентами экосистемы.

Эволюционная экология рассматривает изменения, связанные с общим развитием нашей планеты, и позволяет понять процессы, которые способствовали возникновению той или иной экосистемы. При этих исследованиях используются самые разнообразные методы, по преимуществу количественные.

Главнейшими понятиями экологии являются — *популяция*, *сообщество*, *экосистема* и, конечно же, *биосфера*.

ХАРАКТЕРИСТИКА ЭКОСИСТЕМЫ

Любую совокупность организмов и неорганических компонентов, в которой может поддерживаться круговорот веществ, называют *экосистемой*. Экосистема может обеспечить круговорот вещества только в том случае, если включает необходимые четыре части: *запасы биогенных элементов, продуценты, консументы и редуценты*.

Экосистемы состоят из живого (*биотического*) и неживого (*абиотического*) компонентов

Абиотический компонент экосистемы можно рассматривать как состоящий из двух слагаемых: *биотоп* и *экотоп*. Биотоп — участок водоема или суши с однотипными условиями рельефа, климата и прочих абиотических факторов, занятым определенным сообществом. Экотоп — совокупность элементов и свойств абиотической среды, не измененных биотическими компонентами экосистемы.

Совокупность живых организмов биотического компонента называется *сообществом*. Биотический компонент разделяют на *автотрофные* (растения и некоторые виды бактерий) и *гетеротрофные* организмы (животные). Автотрофы синтезируют необходимые им органические вещества из простых неорганических веществ и делают это (за исключением некоторых бактерий) с помощью фотосинтеза, поглощая энергию света. Гетеротрофы питаются готовым органическим веществом, используя химическую энергию пищи. Гетеротрофы в своем существовании зависят от автотрофов, с которых начинаются пищевые цепи. Автотрофы, создавая первичную продукцию, потребляемую консументами (животными) и редуцентами (грибами и бактериями), являются продуцентами.

Сообщество состоит из популяций разных организмов. *Популяция* — это совокупность разновозрастных организмов одного вида, занимающих определенную территорию и способных обмениваться генетической информацией. Главные характеристики любой популяции — численность, плотность и возрастная структура, а также рождаемость и смертность. В сообществе выделяют также и такое экологическое понятие, как местообитание. *Местообитание* — участок суши или водоема, занятый частью популяции и обладающий всеми необходимыми для их существования условиями (климат, рельеф, почва, питательные вещества и др.).

Любые свойства или компоненты внешней среды, оказывающие влияние на организмы, называют *экологическими факторами*. Свет, тепло, концентрация солей, ветер, град, возбудители болезней — все это экологические факторы. Среди них различают *абиотические факторы*, относящиеся к неживой природе, и *биотические факторы*, связанные с влиянием организмов друг на друга.

Экологические факторы чрезвычайно разнообразны, и каждый вид, испытывая их влияние, отвечает на него по-разному. Тем не менее есть общие законы, которым подчиняются ответные реакции организмов на любой фактор среды.

Главный из них — *закон оптимума*. Он отражает то, как переносят живые организмы разную силу действия экологических факторов. Сила воздействия каждого из них постоянно меняется. Закон оптимума выражается в том, что любой экологический фактор имеет определенные пределы положительного влияния на живые организмы (рис. 9.1). На графике он выражается симметричной кривой (синусоидой), показывающей, как изменяется жизнедеятельность вида при постепенном увеличении меры фактора. В центре под кривой — *зона оптимума*.

При оптимальных значениях фактора организмы активно растут, питаются, размножаются. Чем больше отклоняется значение фактора вправо или влево (т.е. в сторону уменьшения или увеличения силы действия), тем менее благоприятно это для организмов. Кривая, отражающая жизнедеятельность, резко спускается вниз по обе стороны от оптимума. Здесь располагаются две *зоны пессимума*. При пересечении кривой с горизонтальной осью находятся две *критические точки*. За их пределами наступает смерть организма. Расстояние между критическими точками показывает степень выносливости организмов к изменению факторов. Условия, близкие к критическим точкам, особенно тяжелы для выживания. Такие условия называют *экстремальными*.

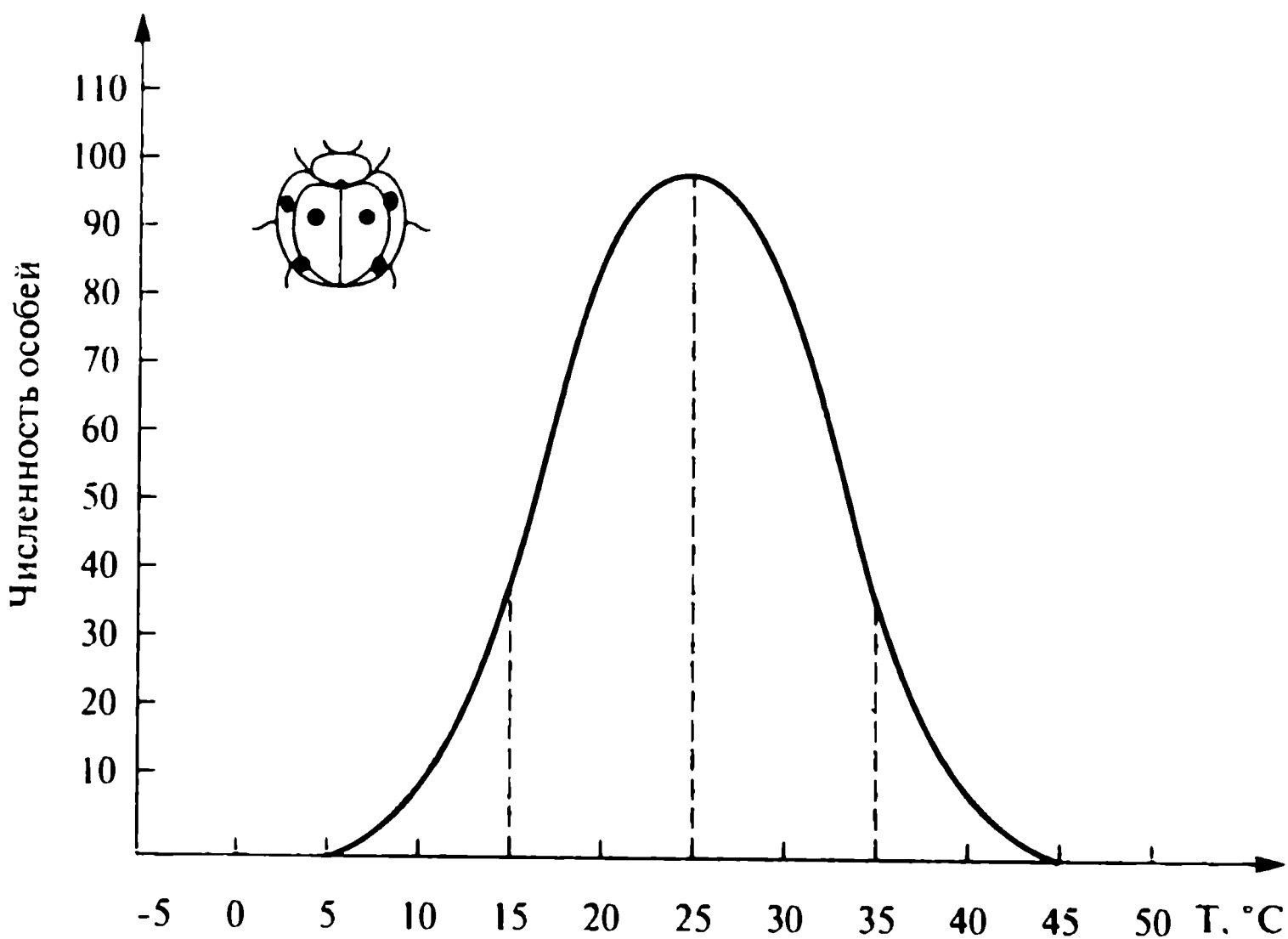


Рис. 9.1. Кривая закона оптимума

Для понимания связи видов со средой не менее важен *закон ограничивающего фактора*. В природе на организм влияет целый комплекс факторов среды в разных комбинациях и с разной силой. Закон ограничивающего фактора гласит, что наиболее значим тот фактор, который больше всего отклоняется от значений, оптимальных для организма. Именно от него и зависит в данный конкретный период выживание особей. В другие отрезки времени ограничивающими могут стать другие факторы, и в течение жизни организмы встречаются с самыми разными ограничениями своей жизнедеятельности.

Правило ограничивающих факторов очень важно в агрономии. Немецкий химик Ю. Либих установил, что растения не могут дать урожай больше того, который позволяет это сделать главный ограничивающий фактор.

Влияние экологических факторов на организм очень сложно и выражается в изменении как физиологических процессов у растений, так и внутреннего и внешнего строения.

Все перечисленные *абиотические факторы* могут быть объединены в несколько групп:

1) *климатические* — температурные условия, почвенная и атмосферная влага, световые условия и др.;

2) *эдафические (почвенные)* — свойства почвы, особенности ее физического и химического состава;

3) *топографические* — особенности рельефа.

Биотические факторы делятся на три основные группы:

1) *фитогенные* — влияние растений-сообитателей;

2) *зоогенные* — влияние животных;

3) *антропогенные* — влияние деятельности человека.

Помимо абиотических и биотических факторов следует также учитывать исторические факторы — это факторы времени, в течение которого сообщества складывались и приспосабливались к условиям окружающей среды.

ФАКТОРЫ СРЕДЫ

Все перечисленные факторы тесно взаимосвязаны и составляют комплекс экологических условий, которые и определяют развитие тех или иных растений. Трудно сказать, какие из экологических факторов оказывают большее влияние на жизнь растений. Первостепенное значение имеют вода и свет. Только при наличии света и воды осуществляются все основные жизненные процессы у растений. Условия водоснабжения оказывают очень большое влияние на внешний облик растений и их внутреннюю структуру. Другие факторы также влияют на жизнь растений, но их влияние может осуществляться и опосредованно, т. е. изменяя первые два

фактора — водоснабжение и освещение. Так, различия в морфологической структуре растений, произрастающих на южной и северной экспозиции склонов, оказываются в конечном итоге связанными с приспособлением этих растений к различным условиям водоснабжения и освещения.

Вода. Вода необходима для жизни и является одним из важных лимитирующих факторов в наземных экосистемах. Вода поступает из атмосферы в виде осадков: дождя, снега, града, росы. Наземные растения поглощают воду главным образом из почвы.

Вода составляет до 90 % веса растения. Она входит в состав коллоидов цитоплазмы, обеспечивая протекание всех биохимических процессов в организме. Являясь важнейшей составляющей частью растения, вода обуславливает тургорное давление и таким образом участвует в поддержании внешней формы наземных растений.

По способности регулировать содержащиеся влаги в организме растения можно разделить на две группы: *пойкилогидротермные* — неспособные активно регулировать свой водный баланс, к ним относятся наземные водоросли и некоторые тропические папоротники; *гомеогидротермные* — регулирующие потерю влаги с помощью устьиц, к ним принадлежит большинство наземных растений.

По связи местообитания с водой растения подразделяются на *водные*, постоянно живущие в воде, и *наземные* — сухопутные. Последние всегда в определенной степени испытывают недостаток воды в почве и атмосфере, но они приспособились активно добывать воду и задерживать ее в своем теле.

В конце XIX в. ботаники Шимпер и Варминг предложили выделять три группы растений по отношению к воде: *гидрофиты*, *мезофиты* и *ксерофиты*. В настоящее время в зависимости от потребности растений в воде их подразделяют на четыре основные экологические группы: *гидрофиты*, *гигрофиты*, *мезофиты*, *ксерофиты*.

Гидрофиты — растения водных и излишне увлажненных мест обитания. Обилие воды, недостаток кислорода и света, более или менее низкая температура без резких колебаний в течение суток — вот условия, в которых развиваются гидрофиты. В связи с этим у них выработались и соответствующие черты внешнего и внутреннего строения.

1. Большинство водных растений, погруженных или плавающих на поверхности воды, имеют очень большую поверхность тела по отношению к его общей массе. Это связано с тем, что они поглощают воду вместе с растворенными минеральными солями и газами всей поверхностью тела. Такие растения имеют много тонких и длинных стеблей, листья их также тонкие и удлинённые (валлиснерия, рдесты) или рассечены на мелкие доли (водяной

лютик, роголистник), лишены волосков, воскового налета и кутикулы.

2. Большинство водных растений имеют недоразвитую или даже редуцированную корневую систему. Корни выполняют лишь функцию прикрепления к субстрату. У многих из них (роголистник, элодея, пузырчатка) корни вообще не развиваются.

3. Многие растения имеют систему ползучих побегов, корневищ, которые выполняют функции запасаания питательных веществ и вегетативного размножения. Таковы корневища рдестов, сусака зонтичного и толстые корневища кувшинок, богатые запасом крахмала.

4. Водные растения также обладают высокой способностью к вегетативному размножению: они размножаются участками корневищ или при помощи особых зимующих почек, как у водокраса и рдестов.

5. У всех водных растений чрезвычайно развита система межклетников, которые представляют собой полости, окруженные живыми клетками паренхимы; образуется воздухоносная ткань — аэренхима. Сильно развитые межклетники обеспечивают запас газов, образующихся в процессе дыхания и фотосинтеза.

6. Механические ткани у водных растений развиты слабо, поскольку их тело поддерживает сама вода. Лишь у некоторых кувшинок в клетках мезофилла листа встречаются единичные механические клетки — идиобласты звездчатой формы.

7. Важной особенностью гидрофитов является низкое осмотическое давление клеточного сока, не превышающее обычно 10 атмосфер. К осени, при накоплении в клеточном соке растворимых углеводов, оно несколько повышается.

Гигрофиты — это наземные растения, занимающие влажные или избыточно увлажненные местообитания. К ним относятся травянистые растения влажных тропических лесов, болотные растения, а также прибрежные виды (например, калужница болотная, камыш, осоки, пушица, рис). У гигрофитов нет приспособлений, ограничивающих расход воды, для них характерна высокая кутикулярная транспирация. У этих растений почти не развита механическая ткань, корневая система слабая, многие имеют тонкие слабоопушенные или голые листья с небольшим количеством устьиц.

Мезофиты — растения, живущие в условиях умеренного (достаточного) увлажнения. К ним относятся большинство луговых и лесных растений. Мезофиты являются очень разнородной группой, включающей растения различных жизненных форм. Среди них встречаются как виды, близкие береговым гидрофитам, но приспособленные к условиям среднего водоснабжения, так и виды с типичными признаками ксерофитов. Переходная форма от гидрофитов к мезофитам — гигрофиты. Это обитатели сырых лугов и

тенистых лесов, где почва и атмосфера содержит много влаги (к ним можно отнести кислицу, недотрогу, адоксу, папоротники).

Мезофиты могут быть разделены на ряд групп:

1) *вечнозеленые* растения влажных тропических лесов — деревья и кустарники, вегетирующие круглый год без резкого сезонного перерыва (фикус, монстера);

2) *зимнезеленые* деревянистые мезофиты — растения континентальных частей тропической зоны, где более выражена смена сухих и влажных периодов года; они сбрасывают листву летом и развивают ее к зиме;

3) *летнезеленые* деревянистые мезофиты — представители лесной зоны с теплым летом;

4) *летнезеленые* многолетние травянистые мезофиты — большинство растений лугов и лесов;

5) *эфемеры* и *эфемероиды* — растения с коротким периодом вегетации; эфемеры — однолетники с коротким жизненным циклом; эфемероиды — многолетники, заканчивающие вегетационный период в течение весны.

Ксерофиты — растения сухих мест обитания, обладающие высокой засухоустойчивостью. Растения, входящие в группу ксерофитов (сухолюбив), способны жить при достаточно низком содержании воды в почве и атмосфере. В течение эволюции эти растения выработали ряд морфологических и физиологических приспособлений, направленных либо на уменьшение испарения влаги и экономное ее расходование, либо способствующих поглощению воды из глубоких почвенных горизонтов.

Ксерофиты очень разнообразны по внешнему облику и по своим приспособлениям к перенесению недостатка влаги. Они делятся на две группы: суккуленты и склерофиты.

Суккуленты — это главным образом обитатели пустынь. Представляют собой сочные мясистые многолетние растения, обычно с сильно видоизмененными побегами. К ним относятся: кактусы, опунции, филлокактусы, агавы и алоэ. Суккуленты могут переносить длительную засуху, что обеспечивается за счет большого запаса воды в стебле или листьях. Стебли суккулентов голые, покрытые толстым слоем кутикулы; под эпидермой проходит несколько слоев склеренхимных клеток. Устьица погружены в бороздки. Вся толща ствола заполнена водоносной тканью. Накопление воды обусловлено особым типом обмена веществ: в клетках образуется большое количество пентоз, увеличивающих вододерживающие свойства клеточного сока. Корни суккулентов очень тонкие, ветвистые, отмирающие в сухое время года и быстро растущие во влажный период.

Склерофиты по внешнему виду представляют собой полную противоположность суккулентам: это суховатые, твердые, жесткие растения с малой оводненностью тканей. Без вреда для себя

они могут терять до 25 % содержащейся в них воды. Наряду с засухоустойчивостью их клетки обладают высоким осмотическим давлением (до 40 — 60 атм), что позволяет быстро высасывать воду из сухой почвы. Склерофиты — это в основном многолетние растения, такие как саксаул, эфедры, полыни.

Выделяют две разновидности склерофитов: *безлистные склерофиты*, листья у которых редуцированы или рано опадают, и *олиственные склерофиты* — часто вечнозеленые, различной формы растения с мелкими листьями. Для *безлистных* склерофитов характерны погруженные устьица, мощное развитие кутикулы и механических тканей. У *олиственных* склерофитов листья мелкие, кожистые, листовая пластинка часто заворачивается краями внутрь, лист покрывает толстая кутикула. Часто у них образуется большое количество эфирных масел, которые, испаряясь, создают защитную атмосферу вокруг листа, также предохраняя его от испарения.

Свет. Неоспоримо, что свет необходим для жизни, так как это источник энергии для фотосинтеза. Однако есть и другие аспекты его воздействия на растения — интенсивность света, его качество (длина волны или цвет) и продолжительность освещения (фото-период). На интенсивность света влияет угол падения солнечных лучей на земную поверхность. Она изменяется в зависимости от широты, сезона, времени дня и экспозиции склона. Длина дня (фотопериод) на экваторе более или менее постоянная, но в более высоких широтах она изменяется в зависимости от времени года. Для растений таких широт характерна реакция на фото-период, которая синхронизирует их активность с временами года. Примерами могут служить цветение и прорастание семян у растений.

В Северном полушарии на юге летний день значительно короче, чем на севере. Поэтому южные и северные виды растений по-разному реагируют на одну и ту же величину изменения дня: южные приступают к размножению при более коротком дне, чем северные. По типу фотопериодической реакции виды называют *длиннодневными* и *короткодневными*. Так, рожь, пшеница, шпинат — длиннодневные растения; для перехода в фазу цветения им нужно более 12 часов действия света в сутки, а фасоль, соя, хлопчатник — короткодневные растения, у них максимальный прирост и цветение наблюдаются уже при восьмичасовом дне.

Свет существенно влияет также на структуру сообщества. Распространение водных растений ограничено поверхностными слоями воды. В наземных экосистемах в процессе конкуренции за свет у растений выработались определенные стратегии, например быстрый рост в высоту, использование других растений в качестве опоры, увеличение поверхности листьев. В лесах это приводит к ярусной структуре сообщества.

По восприимчивости к свету среди растений можно выделить группы: светолюбивые (гелиофиты), теневыносливые (сциофиты), тенелюбивые растения.

Гелиофиты — растения открытых мест обитания (подорожник, акация, кувшинка), не выносящие длительного затенения. Имеют относительно толстые листья с мелкоклеточной столбчатой и губчатой паренхимой и большим количеством устьиц. Клетки листа содержат значительно большее число хлоропластов, чем у теневыносливых растений. Для гелиофитов характерна высокая интенсивность фотосинтеза.

Сциофиты — растения, хорошо развивающиеся на прямом солнечном свете, но выносящие некоторое затенение. У листьев наблюдается слабая дифференциация столбчатой и губчатой паренхимы, небольшое количество хлоропластов в клетках и, как следствие, относительно невысокая интенсивность фотосинтеза.

Тенелюбивые растения — к этой группе принадлежат растения сильно затененных мест обитания, не выносящие сильного освещения. Они занимают нижние ярусы сложных растительных сообществ.

Температура. Главным источником тепла для растений является солнечный свет. Растение может выжить только в определенных температурных пределах, к которым приспособлены его метаболизм и структура. Температура, так же как интенсивность света, в большой степени зависит от географической широты, сезона, времени суток и экспозиции склона. В зависимости от потребностей в тепле растения делят на теплолюбивые (*термофильные*) и холодостойкие (*криофильные*) виды.

От экватора до полюса выделяют четыре основные климатические зоны: тропическую, субтропическую, умеренную и зону холодного климата. *Тропическая зона* характеризуется обильными осадками, высокой температурой и крайне незначительным колебанием среднемесячных температур. *Субтропическая зона* включает территории с малым количеством осадков и минимальной влажностью воздуха — зона пустынь. Для *зоны с умеренным климатом* характерны обильные осадки в течение всего года. В зависи-

Рис. 9.2. Жизненные формы по К. Раункиеру (схема):

1 — фанерофиты (тополь); 2 — хамефиты (2а — брусника; 2б — черника; 2в — барвинок); 3 — гемикриптофиты (3а — одуванчик; 3б — виды лютиков; 3в — кустовой злак; 3г — вербейник обыкновенный); 4 — геофиты (4а — ветреница — корневищное растение; 4б — тюльпан — луковичное растение); 5 — терофиты (5а — мак-самосейка; 5б — семя с зародышем).

Вверху черным показаны зимующие почки возобновления (пунктир — линия их расположения), внизу — соотношение перезимовывающих и отмирающих частей (черным показаны остающиеся части, белым — отмирающие на зиму)



мости от территориальной близости к океану здесь имеются районы с относительно теплыми, почти безморозными, и районы с холодными, но не слишком продолжительными зимами. *Зона холодного климата характеризуется* сравнительно теплым летом и продолжительной, суровой зимой.

В зависимости от приспособлений растений к условиям обитания выделяют их жизненные формы (биоморфы), которые характеризуются совокупностью наиболее бросающихся в глаза внешних приспособительных признаков. Одна из наиболее распространенных и универсальных классификаций жизненных форм растений была предложена в 1903 г. датским ботаником К. Раункиером (рис. 9.2). Он взял за основу важный приспособительный признак — *положение и способ защиты почек возобновления в течение неблагоприятного периода* (холодного или сухого). По способу перезимовывания почек возобновления все высшие растения (по Раункиеру) имеют определенную жизненную форму.

Фанерофиты — почки возобновления этих растений зимуют достаточно высоко над землей (деревья, кустарники, деревянистые лианы, эпифиты или полупаразиты типа омелы).

Хамефиты — почки располагаются чуть выше уровня почвы на высоте 20—30 см. К этой группе относятся: кустарнички, полукустарники, многие стелящиеся растения.

Гемикриптофиты — травянистые многолетние растения, с розеточной формой листьев и сильно укороченными побегами; их почки возобновления находятся на одном уровне с поверхностью почвы или погружены не очень глубоко, главным образом в подстилку.

Криптофиты (геофиты) — почки располагаются в почве на глубине от одного до нескольких сантиметров (корневищные, клубневые, луковичные растения) либо зимуют под водой.

Терофиты — это однолетники, у которых к концу сезона все вегетативные части отмирают и зимующих почек не остается. Растения возобновляются на следующий год из семян, перезимовывающих или переживающих сухой период на почве или в почве.

Эдафические факторы. Уже в ранних работах по почвоведению подчеркивалось значение почвы как источника питательных веществ для растений. *Почвой* называется слой вещества, лежащий поверх горных пород земной коры. Рост растений зависит от содержания нужных питательных веществ в почве и от ее структуры. В состав почвы входят четыре важных структурных компонента: минеральная основа (50—60 % общего состава почвы), органическое вещество (до 10 %), воздух (15—20 %) и вода (25—35 %).

Минеральная основа почвы — это неорганический компонент, который образовался из материнской породы в результате выветривания. Структура почвы определяется относительным содержанием в ней песка, глины и ила. Идеальная почва должна содер-

жать приблизительно равное количество глины и песка в сочетании с частицами промежуточных размеров. Такие почвы называют *суглинками*. Из всех почвенных элементов для растений главнейшую роль играют азот и кальций.

Органическое вещество почвы образуется при разложении мертвых организмов, их частей, экскретов и фекалий животных. Не полностью разложившиеся органические остатки называются *подстилкой*, а конечный продукт разложения — гумус, в котором уже не возможно распознать первоначальный материал. В химическом плане это очень сложная смесь изменчивого состава, образованная органическими молекулами различных типов. Одновременно с процессом гумификации жизненно важные элементы переходят из органических соединений в неорганические. Например, азот переходит в ионы аммония, фосфор — в ортофосфат-ионы; сера — в сульфат-ионы. Этот процесс называется *минерализацией*.

Для того чтобы формировался гумус того или иного типа, необходим достаточный дренаж почвы. В условиях переувлажнения разложение идет очень медленно, так как нехватка кислорода ограничивает рост аэробных редуцентов. Почвенный воздух находится в порах между частицами почвы. Кислород необходим для корней растений. Между почвой и атмосферой происходит свободный газообмен, но в почве несколько ниже процент кислорода и выше количество углекислого газа из-за дыхания организмов, населяющих почву. Если идет процесс заболачивания, то почвенный воздух вытесняется водой и условия становятся анаэробными. Вследствие этого увеличивается кислотность почвы.

Вода необходима как растворитель для питательных веществ и дыхательных газов, поглощаемых из водного раствора корнями растений. Почвенные частицы удерживают вокруг себя некоторое количество воды. Часть ее свободно просачивается вниз сквозь почву, вымывая различные минеральные вещества. По мере накопления воды вокруг почвенных частиц она начинает заполнять все поры между этими частицами — эту воду называют *капиллярной*. Растения легко поглощают капиллярную воду, которая играет наибольшую роль в регулярном снабжении их водой.

Помимо перечисленных групп растений, выделяют и другие специфичные группы. *Психрофиты* — растения, живущие на влажных холодных почвах, где водоснабжение часто недостаточно из-за низких температур и большой кислотности почвы. Развиваясь в условиях постоянного водного голодания, психрофиты проявляют черты растений-ксероморфитов, обитающих в засушливом климате. Психрофиты приспособились к продолжительной зиме, короткому вегетативному периоду, сильным ветрам и пониженному снабжению питательными веществами. У них преобладает вегетативное размножение. К психрофитам относятся некоторые

водоросли, лишайники, а из высших растений, например, — кедровый стланик, рододендрон камчатский и растения болот.

Можно выделить также группу *галофитов* — растений, живущих на засоленных почвах, и *псаммофитов*, живущих на подвижных песках.

Биотические факторы. Ни один организм в сообществе не существует изолированно от своего окружения. Можно назвать несколько видов влияния на растение биотических факторов: *взаимодействие с другими растениями сообщества, влияние животных, воздействие человека.*

Растения получают энергию только за счет фотосинтеза. Следовательно, у растений, живущих рядом, возникает конкуренция за свет. Важную роль играет также конкуренция за воду и питательные вещества, но конкуренция за свет гораздо сильнее. Различия по высоте, форме кроны, листорасположению, способу достигнуть света — основные факторы, позволяющие растениям адаптироваться к различным местообитаниям в сообществе.

Некоторые виды растений выделяют химические вещества, которые подавляют рост особей либо своего вида, либо другого вида. Но виды, достаточно долго существующие вместе, вырабатывают способы уменьшения конкуренции. Например, они могут занимать различные микроэкотопы и постоянно сменяют друг друга в соответствии с изменениями микросреды. Помимо конкуренции растения испытывают и другие виды воздействия со стороны членов сообщества, такие, как паразитизм, симбиоз и т.д.

Животные для растений выступают в основном как потребители зеленой массы (фитофаги). Как кратковременное, так и длительное влияние фитофагов на растения очень велико. В ходе эволюции у растений выработался широкий спектр защитных приспособлений. Так, некоторые растения вырабатывают и накапливают в своих тканях токсины, обычно называемые «вторичными растительными метаболитами». Когда растения поражаются грибами или бактериями, они часто защищаются, вырабатывая антибиотики — фитоалексины. Другие растения вырабатывают танины и прочие фенольные соединения для борьбы с личинками насекомых. Вместе с тем с некоторыми животными у разных видов растений сложились взаимовыгодные связи. Так, животные-опылители растений, собирая нектар, непроизвольно опыляют растения, вследствие чего в ходе эволюции у растений выработались механизмы для привлечения этих животных.

Наиболее сильное влияние на растительный мир оказывает человек, который прямо (вырубка лесов) или косвенно (изменение гидрологического режима) может вызвать изменения структуры сообщества. Тысячелетиями все активные действия человечества были направлены на преобразование природы. Человек так и не создал механизма, который позволил бы ему «вписаться» в

природу, а наоборот, делает все, чтобы «подняться» над нею, «победить» ее. Ведется хищнический промысел всех так называемых «недревесных полезностей» леса. Очень резко подорваны запасы лекарственных и других ценных трав, местами (например, под Москвой) почти исчезли такие растения, как молодило. До сих пор не осознается, что акклиматизация «полезных» видов антиэкологична. «Пустующих» экологических ниш в природе просто не существует. Растения-пришельцы составляют 10 % флоры Австралии, 11 % флоры Калифорнии, интродуцированные виды образуют 11 — 13 % флоры Польши.

Огромный поток литературы в защиту лесов — это глас вопиющего в пустыне. Их площадь, особенно тропических и сибирской тайги, катастрофически сокращается (тропических — примерно на 11 — 12 млн га в год, тайги — точно неизвестно, но, по видимому, на 2 — 3 млн га в год). Лучшие лесопромысловые технологии сохраняют лесопокрытую площадь (например, скандинавские технологии), дают большой прирост древесины, но резко омолаживают лес и превращают его в парковые насаждения. В результате лес не достигает экологической зрелости, пустеет от многих видов, деградирует как экосистема.

В целом взаимоотношения организмов в сообществе предельно сложны. Растения, встречающиеся вместе, влияют друг на друга бесконечно разнообразными путями. Эти взаимоотношения складывались на протяжении всей эволюции и привели к формированию современных растительных сообществ.

ЭЛЕМЕНТЫ ГЕОБОТАНИКИ

В естественной природе растения живут не одиночно, а входят в состав особых комплексов — растительных сообществ (*фитоценозов*). В состав фитоценоза входят как автотрофные, так и гетеротрофные организмы. Это высшие и низшие растения, бактерии, водоросли, грибы. Растительное сообщество представляет собой взаимодействующий комплекс растений, находящихся в сложных биотических связях. Живя совместно, растения приспосабливаются к влиянию друг на друга, и эта адаптация отражается в ряде морфологических и физиологических признаков.

Экологическая геоботаника (фитоценология) рассматривает зависимость растительных сообществ от условий среды и взаимоотношения между собой растений, образующих эти сообщества, а также классификацию и организацию фитоценозов, их сменяемость во времени и закономерность распределения в пространстве. В задачу фитоценологии входит изучение не только природных, но и созданных человеком фитоценозов, например агрофитоценозов (*агроценозов*).

Фитоценоз — это наиболее существенная часть любой экосистемы, поскольку растительность играет важнейшую роль в усвоении и консервации солнечной энергии. Фитоценоз способен к самовоспроизведению, если не происходит существенных изменений среды обитания.

Совокупность растительных сообществ (фитоценозов) Земли или отдельных ее регионов называют *растительностью*. В отличие от флоры растительность характеризуется не видовым составом растений, а главным образом численностью и сочетанием видов и различных жизненных форм растений, их пространственной структурой и динамикой. Покрывающая большую часть поверхности материков и присутствующая в океане и других водоемах растительность образует важный компонент биосферы — фитосферу, тесно связанную с особенностями климата, водного режима, почвы, рельефа, а также животным миром, вместе с которым образует различные биogeоценозы.

Для характеристики фитоценоза необходимо знать видовой и количественный состав растений, особенности местообитания и взаимоотношения организмов.

Видовая наследственность фитоценозов разных физико-географических регионов неравноценна по своему составу. Своеобразие видового состава растительного сообщества объясняется историческим развитием данной территории, историей расселения и происхождением компонентов флоры (миграция, вымирание).

На территории суши виды растений распределены неравномерно. Наиболее богаты видами тропические регионы. Видовое богатство уменьшается от экватора к полюсам. Так, если на островах Индонезии насчитывается 45 тыс. видов, то на Земле Франца-Иосифа — только 45 видов покрытосеменных растений.

Фитоценозы равнинных территорий менее богаты видами, чем горные районы, что связано с большим разнообразием климатических и экологических условий в горах. Видовое разнообразие фитоценоза зависит от ряда факторов: видового богатства флоры района, географического положения местности (где находится сообщество), климата, почвенно-грунтовых условий и возраста фитоценоза.

Количество видов в фитоценозе — еще одна из его характеристик. Виды, входящие в состав фитоценоза, очень неравноценны по численности. Наиболее массовые виды сообщества называются *доминантами* (*эдификаторами*). Виды, которые не доминируют в сообществах, называются *ассектаторами*. Часть эдификаторных видов играет важную средообразующую роль в фитоценозе, сильно влияющую на условия жизни для других видов. К сильным эдификаторам можно отнести такие древесные породы, как ель, дуб, лиственницу. Соотношение видов по численности создает *видовую структуру* фитоценоза.

Для растительного сообщества характерно также закономерное *распределение видов в пространстве*. Различают *вертикальное* и *горизонтальное* сложение фитоценозов. При вертикальном распределении растения создают в фитоценозе *ярусность*, располагая друг под другом листву в соответствии со своей формой роста и светолюбивостью.

Ярус — часть растительного сообщества, в котором располагаются ассимилирующие органы. Выделяют *надземную ярусность* — ее формируют листья и стебли, а также *подземную ярусность*, образованную корнями и запасными подземными органами. Ярусность хорошо выражена в лесах умеренного климата: здесь может быть до 4—5 ярусов растений. Деревья образуют верхние ярусы, ниже располагается ярус кустарников, затем травянистый ярус, а у самой земли — *приземный ярус* (мхи, лишайники, низкие травы). В травянистых фитоценозах ярусность выражена менее четко, чем в лесных.

Состав видов, входящих в фитоценоз, и условия местообитания влияют на степень развития разных ярусов. Обычно сильно развиты ярусы, образованные доминирующими видами. В один ярус входят растения, нуждающиеся в более или менее сходных условиях жизни. Высоту яруса определяют взрослые растения. Подрост деревьев и кустарников относят к тому ярусу, в котором они находятся в данный момент.

Подземная ярусность связана с глубиной залегания всасывающих частей корней. Благодаря такой ярусности корни разных растений поглощают воду с минеральными веществами в разных горизонтах почвы. Подземные ярусы не всегда выражены четко, тем не менее можно выделить 2—3 яруса. Такая вертикальная структура фитоценоза снижает конкуренцию между растениями и позволяет на определенной территории разместиться большему количеству видов.

Помимо вертикальной структуры растительного сообщества существует и *структура горизонтальная*. Для видового разнообразия растительных сообществ важно также, однородное или мозаичное распределение растительности на территории. Нарушение местообитания и взаимодействий растений друг с другом ведут к нарушению пространственной однородности растительного покрова. *Мозаичность* свойственна большинству растительных сообществ. В лесах, где много полян и опушек, видовой состав растений намного богаче, чем в обширных однотонных насаждениях. Это явление называется «*опушечным эффектом*» и часто используется при создании парков и других искусственных лесных насаждений, где хотят восстановить видовое разнообразие.

Фитоценозы испытывают регулярные циклические изменения, связанные со сменой времен года. Зимой многолетние растения

переходят в состояние глубокого покоя, а однолетники отмирают, оставляя семена. От весны к осени закономерно меняется растительный покров, проявляя последовательность в цветении и плодоношении разных видов. На эту регулярную цикличность накладывается изменчивость погодных условий в разные годы. Холодные или жаркие, засушливые или дождливые периоды влияют на численность разных видов, нарушают их правильную цикличность. Фитоценозы, таким образом, находятся в состоянии постоянной изменчивости.

Наряду с изменением состояния растительных сообществ могут происходить и необратимые изменения, получившие названия *динамики фитоценозов*. Последовательная смена во времени одних растительных сообществ другими на определенном участке земной поверхности называется *сукцессией*. Различают *первичные сукцессии*, начинающиеся на субстратах, не затронутых почвообразованием, и *вторичные*, которые происходят при нарушении уже сложившихся сообществ. Примерами вторичной сукцессии могут служить зарастания лесной вырубki, гари, заброшенные сельскохозяйственные угодия. Здесь в почве могут сохраняться семена, споры и органы вегетативного размножения.

Сукцессия может происходить как в результате изменения условий произрастания растений под воздействием жизнедеятельности организмов, входящих в состав биоценоза, так и под действием внешних сил. Смена одного фитоценоза другим в ходе сукцессии представляет сукцессионный ряд. При отсутствии нарушений сукцессия завершается возникновением сообщества, находящегося в относительном равновесии со средой. Такое сообщество получило название *климаксного сообщества*. Сообщество считается настоящим климаксом, если оно «устойчиво» в течение длительного периода времени. Любые изменения в нем происходят относительно медленно по сравнению со временем, необходимым для прохождения сукцессии до стадии климакса.

РАСТИТЕЛЬНЫЕ ЗОНЫ РОССИИ И СОПРЕДЕЛЬНЫХ СТРАН

Растительный покров России и сопредельных государств очень разнообразен: от тундры — на севере до пустынь и субтропиков — на юге. С изменением климата с севера на юг и с запада на восток на равнинной территории России и сопредельных стран прослеживается зональность растительности. Зоны имеют вид более или менее широких полос, вытянутых в западно-восточном направлении. Выделяют следующие основные зоны: *тундровую, лесную, степную, пустынную*.

Определенным климатическим условиям соответствуют разные растительные зоны. Среди важнейших климатических факторов — общее количество теплоты, количество выпадающих осадков и величина испарения. В зависимости от преобладания в растительном покрове сообществ какого-либо типа растительности каждая территория относится к определенной растительной зоне в соответствии с особенностями климата.

Зона тундр. Для зоны тундр характерны отрицательные среднегодовые температуры, лето короткое, прохладное ($10—14^{\circ}\text{C}$), заморозки возможны во все месяцы вегетационного периода. Осадков выпадает небольшое количество, преимущественно летом. Снежный покров незначительный: в европейских тундрах около 50 см, в Якутии около 25 см. В связи с низкими температурами характерна слабая испаряемость, что создает избыточное увлажнение почвы. Часто дуют сильные ветры, сдувая тонкий снеговой покров и вызывая глубокое, особенно в Сибири, промерзание почвы. Летом на небольшой глубине температура почвы едва достигает 10°C , а на глубине 0,5—2 м залегает вечная мерзлота. Летом в тундре полярный день.

Характерная черта растительности тундры — отсутствие деревьев. Тундровые растительные сообщества малоярусные (1—3 яруса). Первый ярус составляют кустарники, второй кустарнички и травы, а третий — мхи и лишайники. Растительность тундры обычно низкорослая (15—30 см). Здесь распространены стланиковые, розеточные и подушковидные жизненные формы растений. Корни растений почти не углубляются в почву и располагаются почти у поверхности. Корни, корневища и почки возобновления семенных растений спрятаны в мохово-лишайниковый покров и могут развиваться только под его защитой.

Цветковые растения представлены почти исключительно многолетниками: преобладают *гемикриптофиты* и *хамефиты*. Однолетних растений очень мало, так как для прохождения всех фаз развития им не хватает времени и тепла. Во флоре тундры насчитывается около 1 000 видов мхов и лишайников и 1 300—1 500 видов цветковых растений.

Из настоящих кустарников в тундре встречаются багульник (*Ledum palustre*), голубика (*Vaccinium uliginosum*), ива сизая (*Salix glauca*) и др. В тундре растут и листопадные кустарнички — карликовые ивы: ива полярная (*Salix polaris*), ива травянистая (*S. Herbacea*) и др. На юге тундры можно встретить низкорослые деревья — карликовую березу (*Betula nana*) высотой до 2—3 м.

В тундре хорошо представлены многолетние травы: морошка (*Rubus chamaemorus*), лисохвост альпийский (*Alopecurus alpinus*), мятлик арктический (*Poa arctica*) и др. Важную роль в растительном покрове тундры играют мхи и лишайники, которые не страдают от морозов, высокой влажности и прекрасно зимуют. Среди

лишайников преобладают различные виды ягеля — «оленьего мха», а также виды родов: цетрария (*Cetraria*), алектория (*Alectoria*), тамнолия (*Thamnolia*) и др. Мхи представлены зелеными, гишновыми и политриховыми мхами, сфагновые мхи особого распространения не имеют.

Самая северная подзона тундры — *арктическая тундра*, расположенная по берегам Северного Ледовитого океана. Под влиянием сурового климата растительный покров не сплошной: он занимает около 60 % площади. Видовой состав очень беден. В травяном покрове много осок, пушицы, злаков, полярных маков (*Papaver radicum*). Среди мхов преобладают дикрановые, политриховые, зеленые мхи. Много лишайников, особенно накипных, покрывающих камни и скалы.

Более южная подзона тундр — *мохово-лишайниковая тундра*. Здесь почва сплошь покрыта мхами и лишайниками, среди которых встречаются некоторые травянистые растения. Еще южнее располагается подзона *кустарниковых* и *кустарничковых тундр*. Для них характерен сомкнутый растительный покров из кустарников и кустарничков. Самая южная подзона тундр — *лесотундра*, где встречаются отдельно стоящие угнетенные деревья. Они представлены видами березы, ели, лиственницы.

Тундра, особенно ее мохово-лишайниковая подзона, служит пастбищем для северных оленей, которые питаются в основном ягелем. В тундре возможны заготовки 2—3 видов лекарственных растений.

Экосистема тундры чрезвычайно уязвима, восстановительные процессы идут очень медленно (ягельники восстанавливаются через десятки лет). К глубоким разрушениям экосистем тундры приводит хозяйственная деятельность человека.

Лесная зона. Эта зона самая обширная на территории России. Кроме зональной растительности здесь встречается и интразональная растительность — болотная и луговая. Климат — от умеренно континентального в европейской части России до резко континентального в Восточной Сибири и муссонного — на Дальнем Востоке. Средняя температура середины лета от 14 до 19 °С. Зима сравнительно холодная, с устойчивыми морозами. В средней полосе Нечерноземья зимой бывают частые оттепели. Среднее количество осадков по всей площади зоны, за исключением южных районов, превышает величину испарения, поэтому в летний период растения получают сравнительно много тепла и влаги, что благоприятствует их росту. Такие климатические условия способствовали формированию подзолистых и дерново-подзолистых почв, а на юге и западе лесной зоны встречаются серые лесные почвы.

В лесных фитоценозах господствует древесный ярус, под своим пологом он формирует особую среду и оказывает сильное

влияние на все остальные растения. Деревья меньшей высоты и подрастающие деревья образуют подлесок. Следующий ярус образуют кустарники — этот ярус часто бывает многоярусным, как и следующий, травянисто-кустарничковый. Все ярусы, начиная с кустарникового, обычно состоят из теневыносливых растений.

В лесной зоне выделяют три подзоны: хвойных лесов, смешанных лесов и широколиственных лесов.

Хвойные леса образуют зону *бореальных лесов*, или *тайги*, где господствуют хвойные породы: лиственничные, сосновые, еловые. Границы зоны бореальных лесов обусловлены климатом. Менее 120 дней в году среднесуточная температура держится выше 10 °С и больше полугода продолжается холодный период. Среднегодовое количество осадков составляет менее 300 мм. Почти для всей территории Восточной Сибири характерна многолетняя мерзлота, в Западной Сибири она занимает примерно треть территории, а на севере Европы тянется узкой полоской вдоль северного края хвойных лесов. В зоне бореальных лесов наиболее распространена подзолистая почва. Здесь растут и мелколиственные породы, такие как береза, ольха, ива, но они не играют такой роли, как хвойные породы.

Различают следующие типы тайги: темнохвойную, светлохвойную, горную и болотистую.

Темнохвойная тайга образована елью обыкновенной (*Picea abies*) — в европейской части и елью сибирской (*P. obovata*) — на севере и северо-востоке России и дальше на восток. Вместе с ними часто растут пихта сибирская (*Abies sibirica*) и сосна сибирская, или кедровая (*Pinus sibirica*). Еловые леса образуют три яруса: первый ярус — деревья, второй — травы и третий — мхи. Ярус трав в таких лесах развит слабо из-за высокой затененности. В этом ярусе обычны: кислица обыкновенная (*Oxalis acetosella*), майник двулистный (*Majanthemum bifolium*), черника (*Vaccinium myrtillus*), брусника (*V. Vitis-idaea*), виды грушанок (*Pyrola*) и др. Сомкнутость крон достигает 70 %, что и объясняет «темный» облик леса. В отличие от яруса трав ярус мхов в этих лесах развит хорошо и обычно покрывает всю почву, достигая высоты 30 — 40 см. Преимущественно он состоит из зеленых мхов, относящихся к родам гипновые (*Hylocomium*), плевроциум (*Pleurozium*) и диккранум (*Dicranum*).

Светлохвойная сосновая тайга — это сосновые леса или боры, часто встречающиеся в Евразии. Главнейшая древесная порода в сосняках — сосна обыкновенная (*Pinus sylvestris*), которая произрастает от Балтики до Тихого океана. В ряде районов Сибири обитает сосна сибирская, которая очень неприхотлива и может развиваться на песчаных и бедных почвах, причем как на очень сухих, так и на переувлажненных. Этим объясняется ее способность

занимать те территории, на которых другие хвойные растут с трудом. Сосна нередко растет на месте выгоревших еловых лесов, где образует на протяжении нескольких сотен лет промежуточную стадию развития леса.

В классификации сосновых лесов много общего с еловыми лесами. *Боры-зеленомошники*, в которых развиваются полукустарники, также занимают центральное положение. При прогрессирующем заболачивании боры-зеленомошники сменяются *борами-долгомошниками*, которые в свою очередь уступают место *сфагновым соснякам*. Во многих типах сосняков хорошо развит травянисто-кустарничковый ярус, где обильно произрастают брусника, черника и голубика. На сфагновых болотах бореальной зоны обычно растет клюква.

При заселении маломощных почв, покрывающих каменистые материнские горные породы, или очень сухих песков растения сталкиваются с другим ограничивающим фактором — почвенной влагой. Конкуренция здесь оказывается столь острой, что почва бывает покрыта лишь кустистыми лишайниками, довольствующимися атмосферной влагой. В первую очередь это «олений мох» (*Cladonia rangiferina*), исландский мох (*Cetraria islandica*) и другие виды рода *Cladonia*. Это так называемые *лишайниковые боры* (*сосняки-беломошники*).

Светлохвойная лиственничная тайга в бореальной Евразии покрывает огромные пространства и прежде всего к востоку от Енисея. Основными лесообразующими породами здесь являются лиственница даурская (*Larix dahurica*) и лиственница сибирская (*L. sibirica*). Они обладают горизонтально разрастающейся корневой системой, которая хорошо приспособлена к существованию на почвах с многолетней мерзлотой. В лиственничной тайге большую роль играют кустарнички, относящиеся к семейству вересковые, которые произрастают в ней почти повсеместно.

Очень распространены леса с брусникой, а также с толокнянкой обыкновенной (*Arctostaphylos uva-ursi*). В кустарниковом ярусе часто встречаются можжевельник сибирский (*Juniperus sibirica*) и вьющаяся кустарниковая лиана княжик сибирский (*Atragene sibirica*); местами обилен рододендрон даурский (*Rhododendron dauricum*). В сырых лиственничных лесах господствуют полукустарнички: багульник болотный (*Ledum palustre*) либо голубика (*Vaccinium uliginosum*), развивающиеся на плотном покрове из мха.

С севера на юг протяженность подзоны составляет сотни километров, поэтому территория в разных ее местах отличается по климатическим и почвенным условиям. Это можно проследить на примере ельника в европейской части России. К тундре примыкают северотаежные редколесные, сравнительно невысокие леса. В северной тайге преобладают *ельники-долгомошники*, южнее

(в среднетаежных лесах) — *ельники-черничники*, в южно-таежных лесах — *ельники-кисличники*.

Наибольшее распространение получили растительные сообщества еловой тайги — *ельники-зеленомошники*. Все разнообразие таких ельников образует наиболее продуктивные и важные в хозяйственном отношении еловые леса.

Смешанные леса (хвойно-широколиственные леса). Эта подзона хорошо выражена в европейской части России и на Дальнем Востоке. Она представлена в основном елово-широколиственными лесами.

В елово-широколиственных лесах из хвойных пород произрастает ель обыкновенная (*Picea abies*), а из широколиственных деревьев преобладают дуб черешчатый (*Quercus robur*), клен платановидный (*Acer platanoides*) и липа мелколистная, или сердцелистная (*Tilia cordata*). В подлеске преобладают кустарники из лещины обыкновенной (*Corylus avellana*), виды бересклета (*Euonymus*), рябины (*Sorbus*), жимолости (*Lonicera*) и крушины (*Rhamnus*). Травянисто-кустарничковый ярус представляют седмичник европейский (*Trientalis europaea*), майник двулистный (*Majanthemum bifolium*), кислица обыкновенная (*Oxalis acetosella*), медуница неясная (*Pulmonaria obscura*), зеленчук желтый (*Galeobdolon luteum*), осока волосистая (*Carex pilosa*).

На Дальнем Востоке эти леса образованы такими местными видами, как сосна корейская (*P. korajensis*), ель аянская (*P. ajanensis*), дуб монгольский (*Q. mongolica*), орех маньчжурский (*Juglans mandshurica*), вязы (*Ulmus*), филодендрон амурский (*Phellodendron amurense*). В этих лесах часто встречаются лианы: лимонник китайский (*Schizandra chinensis*), кирказон крупнолистный (*Aristolochia markofylla*), актинидия полигама (*Actinidia polygama*) и др.

Широколиственные леса. Эти леса расположены на юге лесной зоны, а также на юге Дальнего Востока и представлены широколиственными древесными породами. В европейской части России и на территории сопредельных государств доминируют бук (*Fagus*), дуб (*Quercus*), граб (*Carpinus*), липа (*Tilia*). В некоторых районах среди этих основных древесных пород произрастают клен платановидный (*Acer platanoides*), ясень высокий (*Fraxinus excelsior*), клен полевой (*A. campestre*), вяз гладкий (*Ulmus laevis*) и др. Кустарниковый ярус состоит из лещины (*Corylus*), бузины (*Sambucus*), калины (*Viburnum*), жимолости (*Lonicera*), дерена (*Cornus*), барбариса (*Berberis*).

Для травянистых растений широколиственных лесов характерны широкие листовые пластинки. Из трав здесь обычны сныть обыкновенная (*Aegopodium podagraria*), зеленчук желтый (*Galeobdolon luteum*), медуница неясная (*Pulmonaria obscura*), копытень европейский (*Asarum europaeum*), сочевичник весенний (*Orobis vernus*), колокольчик крапиволистный (*Campanula trachelium*) и др.

Встречается большое количество эфемероидов, таких как пролеска сибирская (*Scilla sibirika*), чистяк весенний (*Ficaria verna*), вилы хохлатки (*Coryhalis*), ветреницы (*Anemone*) и др.

В дальневосточных широколиственных лесах лесообразующими породами являются дуб монгольский (*Q. mongolica*), орех маньчжурский (*Juglans mandshurica*), липа амурская (*Tilia amurensis*); иногда к ним примешивается бархатное дерево (*Phellodendron amurense*). Кустарниковый ярус образуют виды родов жимолость (*Lonicera*), рододендрон (*Rhododendron*), бирючина (*Ligustrum*) и барбарис амурский (*Berberis amurensis*). Кроме того, здесь произрастают и древовидные лианы: кирказон (*Aristolochia*), актинидия (*Actinidia*), лимонник (*Schizandra*).

Вся совокупность растительных сообществ, по происхождению связанная с широколиственными лесами, образует *неморальную растительность*. Она складывается из широколиственных пород (клен, бук, дуб, лещина и др.), хвойных пород (ель, сосна) и травянистых многолетников (копытень, ветреница, медуница и др.).

Первичные, или коренные, леса образованы хвойными и широколиственными породами. На нарушенных местообитаниях формируются мелколиственные *вторичные леса*. Они, например, возникают при зарастании пожарищ первичных лесов, вырубок и заброшенных полей. Это березняки, осинники, ольшаники.

Между тайгой и степью от Урала до Алтая протянулась узкая полоса редкостойных березовых лесков (*колков*), образованных на более сухих местах почти исключительно березой поникшей (*Betula pendula*), а на более увлажненных местах — березой пушистой (*B. pubescens*). К березе повсеместно примешиваются тополь дрожащий или осина (*Populus tremula*). В подлеске развиваются ивы, на сухих возвышенных участках растет сосна обыкновенная.

Степная зона. Степь занимает обширные территории умеренного климата. К северу от нее располагается лесостепь, переходящая в летнезеленые лиственные леса, а на юге степь обычно сменяется полупустынями и пустынями. Евросибирская область степей простирается от Восточной Европы до Восточной Азии. В Восточной Сибири степи встречаются отдельными пятнами. Почва степей представлена черноземами различного типа и темно-каштановыми почвами. Эти почвы богаты гумусом и очень плодородны.

Для степей характерно теплое сухое лето, средняя температура 20 — 25 °С и холодная зима с устойчивым снежным покровом. Влаги в степях испаряется больше, чем выпадает осадков, часто бывают явно выраженные засушливые годы. Растения не успевают впитывать влагу, и она быстро испаряется. Испарение воды ускоряют и сильные ветры, почти постоянно дующие в степях (иногда дуют суховеи). Зональную растительность степей составляют сооб-

щества травянистых ксерофитов, приспособленных жить в аридных условиях.

Растения степей в основном представлены травянистыми морозоустойчивыми ксерофитами. К ним относятся плотнокустовые злаки таких родов, как ковыль (*Stipa*), типчак (*Festuca*), а также некоторые виды бобовых, перекати-поле (*Statice*), полыни (*Aremisia*) и др. Растут в степях и эфемероиды (с многолетними подземными органами), расцветающие ранней весной. К ним относятся виды осок (*Carex*), тюльпанов (*Tulipa*), луков (*Allium*), мятлик луковичный (*Poa bulbosa*). На границе с лесной зоной в степях можно встретить и кустарники: терн (*Prunus spinosa*), дикий миндаль (*Amygdalus nana*), караганы (*Caragana*)

Степи делятся на три подзоны: 1) *северные (луговые) степи*; 2) *разнотравно-типчаково-ковыльные степи*; 3) *типчаково-ковыльные степи*.

Северные степи характеризуются чередованием дубрав и лесной растительности. Лесные участки встречаются по балкам и низинам, в условиях повышенной влажности. Увлажнение этих степей намного выше, чем в других подзонах, и травяной покров здесь более высокий. Здесь произрастают широколиственные злаки, а узколистных — ковыля и типчака — сравнительно мало. Луговые степи характеризуются большим видовым разнообразием.

В разнотравно-типчаково-ковыльных степях возрастает роль узколистных дерновинных злаков — представителей родов ковыль (*Stipa*), типчак (*Festuca*), тонконог (*Koeleria*) и др. Растения этой подзоны отличаются большей засухоустойчивостью.

Самые южные **типчаково-ковыльные степи** отличаются очень редким и низкорослым травостоем. Здесь преобладают узколистные дерновинные злаки — типчак и ковыль, эфемеры (травянистые однолетние растения, завершающие полный цикл развития за короткий влажный период) и эфемероиды. Видовой состав этих степей очень бедный.

Разнотравно-типчаково-ковыльные и типчаково-ковыльные степи объединяют общим названием — *настоящие степи*.

Зона пустынь и полупустынь. Эта зона представлена главным образом в Северном полушарии, где она простирается между 15 и 50° с.ш. в виде пояса, имеющего разную ширину. Пустыни и полупустыни характерны для аридных областей земного шара. Они характеризуются незначительным количеством выпадающих осадков. Количество влаги, испаряющееся в течение года, превышает количество годовых осадков. В областях с аридным климатом из-за преобладания восходящего тока почвенных вод почвы засоляются, поэтому часто встречаются бессточные озера и русла пересыхающих водоемов.

По температурному режиму пустыни и полупустыни делятся на *жаркие* — субтропические и умеренно жаркие — с холодными

зимами, а также *холодные* — высокогорные. Осадки в них могут совсем отсутствовать или быть крайне редкими и нерегулярными; возможны дождливая зима и засушливое лето, или наоборот.

И поскольку вода здесь оказывается фактором, ограничивающим развитие растительного покрова, помимо особенностей рельефа не менее важна способность почв к удержанию влаги. Плотность растительного покрова пропорциональна количеству осадков. Там, где влаги недостаточно, на определенной территории существует гораздо меньше растений, чем на территории с большим увлажнением. В направлении от степей и саванн, окружающих пустыни и полупустыни, растительный покров к центрам пустынь становится более редким. И если в пустынях растения развиваются в местообитаниях с благоприятным водным режимом (подножия склонов, долины и низины), то в полупустынях они распределены по поверхности относительно равномерно.

В северной части пустынной области развиваются полупустыни, их климат менее континентальный. Они представляют собой переходную полосу между степями и пустынями. Растительные сообщества полупустынь образованы растениями, характерными для пустынь и степей. На более сухих почвах растут полукустарники пустынь, а на более влажных — дерновинные узколистные злаки степей. Полупустыни представляют пеструю мозаику степной и пустынной растительности.

От междуречья Дона и Волги до границы с Западным Китаем тянутся *песчаные полупустыни* с растительным покровом, представленным в основном полукустарниковыми полынями и злаками. На юго-востоке полупустынной области встречаются *лессовые полупустыни*, где произрастают в основном однолетние эфемеры и эфемероиды. Встречаются также виды лютиковых, крестоцветных, тюльпанов и обильно цветут эфемерные маки.

Зона пустынь расположена южнее полупустынь и занимает территории, наименее благоприятные для жизни растений — от крайнего юго-востока европейской части страны до восточных пределов Средней Азии и Казахстана.

Климат этих пустынь резко континентальный и еще более засушливый и жаркий, чем в пустынной зоне. Характерны очень высокие колебания годовых и суточных температур.

В пустынях отсутствуют леса, хотя здесь и встречаются кустарники. Растения не образуют сплошного растительного покрова — он или отсутствует, или крайне разрежен. Преобладают наиболее засухоустойчивые ксерофиты.

В пустынях выделяют две основные экологические группы растений: одна состоит из растений, приспособившихся к перенесению неблагоприятных условий (*ксерофиты*), а другая (*эфемеры*) приспособилась заканчивать вегетацию до наступления засухи. Ра-

стения-ксерофиты выработали ряд приспособлений, которые помогают им переносить засуху и уменьшать испарение. Примером этого может служить безлистность (афилия), как у саксаула, у которого функцию фотосинтеза выполняют зеленые побеги. Другим примером могут служить растения-суккуленты, которые накапливают влагу в особой водоносной ткани листьев и побегов.

Эфемероиды и эфемеры пустынь успевают до засухи пройти все фенологические фазы. По своей природе они являются растениями-мезофитами.

В пустынях обитают и растения «насосы», у которых корни уходят до глубинных грунтовых вод — на 10—15 м вглубь (например, верблюжья колючка — *Artemisia terraealbae*).

По характеру субстрата пустыни делятся на *песчаные, глинистые, солончаковые и каменистые*. Для России и сопредельных государств наиболее характерны песчаные и глинистые пустыни.

Глинистые пустыни характеризуются разреженным растительным покровом с преобладанием полукустарников из полыней и маревых. Виды семейства маревые называют «солячками». К ним относятся лебеда серая (*Atriplex cana*), анабазис солончаковый (*Anabasis salsa*) и др. В южной части глинистых пустынь лето жаркое, осадки выпадают весной, поэтому здесь господствуют низкорослые эфемероиды, такие, как мятлик луговой (*Poa bulbosa*) и осока короткостолбиковая (*Carex pachystylis*).

Песчаные пустыни представляют собой барханы, покрытые кустарниками. Максимум осадков выпадает здесь весной. Песчаные пустыни отличаются большим богатством растительного покрова, чем глинистые пустыни, так как пески удерживают больше влаги. Среди трав можно выделить осоку вздутую (*Carex physodes*), ферулу (*Ferula*) и злак селин (*Aristida karelini*). Из кустарников для пустынь характерны джужгун (*Calligonum*), акация песчаная (*Ammodendron*), тамарикс (*Tamarix*) и др. Растет здесь и настоящее дерево — саксаул белый (*Haloxylon persicum*).

Субтропики. В России и сопредельных с ней государствах субтропики занимают небольшие территории. По количеству осадков субтропики делят на *сухие и влажные*. *Сухие субтропики* занимают Южный берег Крыма и российское побережье Черного моря — от Новороссийска до Туапсе. Для сухих субтропиков характерны растения с ксерофильной вечнозеленой листвой, с небольшой жесткой листовой пластинкой. Такие листья часто покрыты волосками для уменьшения испарения. У некоторых видов листовая пластинка редуцируется, и в фотосинтезе участвует зеленый стебель, как, например, у шиповника колхидской (*Ruscus colchicus*) и иглицы подъязычной (*R. hypoglossum*). К растениям сухих субтропиков относятся такие растения, как рододендрон желтый, или понтийская азалия (*Rhododendron luteum*), лавровишня лекарственная (*Laurocerasus officinalis*), лавр благородный (*Laurus nobilis*), держи-

дерево (*Paliurus*), дуб пушистый (*Quercus pubescens*), виды можжевельников (*Juniperus*) и др.

Влажные субтропические леса расположены в Колхиде узкой полосой вдоль Черного моря между городами Сухуми и Батуми. Небольшие вкрапления таких лесов встречаются и в горах Средней Азии. Для влажных субтропиков характерны относительно жаркое и влажное лето, а также теплая и влажная зима. Годовое количество осадков намного превышает величину испарения влаги, что создает условия избыточного увлажнения. Избыточное увлажнение и положительные круглогодичные температуры способствуют развитию богатой растительности.

Из древесных растений в этой зоне произрастают каштаны (*Castanea*), виды дуба (*Quercus*), виды самшита (*Buxus*), липа кавказская (*Lilia cacasica*), скумпия (*Cotinus coggygia*) и др. Встречаются здесь и хвойные породы: ель восточная (*Picea orientalis*), пихта кавказская (*Abies nordmanniana*). На почве имеется большое разнообразие мхов и папоротникообразных, которые растут не только на почве, но и на стволах деревьев. Благодаря деятельности человека растительный мир субтропиков пополнился и такими растениями, как чайное дерево, табак, пальмы, цитрусовые, маслины, эвкалипты и др.

Широко известны в культуре такие растения, как апельсин, грейпфрут, мандарин, лимон, фейхоа. Некоторые виды цитрусовых используются не только в пищу, но и как источник эфирных масел. Многочисленные сорта цитрусовых широко культивируются в странах с сухим субтропическим климатом. Наиболее холодостойкие формы выращивают на Черноморском побережье Кавказа.

КЛИМАТИЧЕСКИЕ ЗОНЫ И ИНТРАЗОНАЛЬНАЯ РАСТИТЕЛЬНОСТЬ

При рассмотрении растительного покрова земного шара в целом можно видеть, что расположение основных растительных сообществ определяется в первую очередь климатом. Из всех климатических факторов наибольшее влияние оказывают температура и осадки.

Температурный режим различных территорий зависит прежде всего от географического положения; известно, что от экватора к полюсам температура постепенно понижается. Особенности температурных режимов отдельных континентальных территорий связаны с их положением относительно высоты над уровнем моря.

На распределение осадков по поверхности Земли влияет перемещение воздушных масс, которое зависит от размещения горных хребтов, морей и суши.

Воздействие факторов привело к возникновению ряда *климатических зон*, которые определяют зональность растительности.

1. **Экваториальная (внутренняя тропическая зона)** занимает полосу суши, расположенную по обе стороны от экватора, примерно до 10° с. ш. и 10° ю. ш. Здесь на протяжении всего года выпадают обильные осадки. Немного севернее и южнее экватора обнаруживаются два пика количества осадков. Для этой зоны характерны высокие температуры и крайне незначительные среднемесячные колебания температур.

2. **Внешняя тропическая зона** примыкает с юга и севера к экваториальной зоне и доходит до 25° с. ш. и 25° ю. ш. В этой зоне температуры в течение года тоже довольно высокие. Периоды дождей сменяются относительно сухим периодом. В целом количество осадков снижается севернее к тропику Рака и южнее к тропику Козерога.

3. **Субтропическая засушливая зона (зона пассатов)** расположена в районах, прилегающих к Северному и Южному тропикам. Осадков в ней выпадает очень мало, влажность воздуха минимальная. Преобладают восходящие потоки воздушных масс, поэтому небо всегда безоблачное. Суточные колебания температур весьма значительные.

4. **Зона этезиев** — зона, летний климат которой обуславливается влиянием сдвигающейся к полюсу субтропической засушливой зоны, а зимний — перемещением с запада областей низкого давления (климат этой зоны часто называют средиземноморским). Здесь сухое лето и дождливая зима.

5. **Для зоны умеренного климата** характерны обильные осадки в течение всего года, что связано с перемещениями областей низкого атмосферного давления. Имеются районы с относительно теплыми, почти безморозными зимами и районы с холодной, но непродолжительной зимой. Эта зависимость связана с территориальной близостью к океану. В Южном полушарии зона умеренного климата выражена слабо.

6. **В зоне аридного климата умеренных широт** осадков очень мало, влажность воздуха очень низкая, а климат континентальный.

7. **Зона холодного климата умеренных широт** располагается севернее предыдущей и характеризуется сравнительно теплым летом и продолжительной, суровой зимой. Она охватывает очень большие территории севера Евразии и Северной Америки.

8. **Арктическая (полярная) зона** занимает области, расположенные вокруг полюса, где скапливаются массы холодного воздуха. Для арктической зоны характерны скудные осадки, очень низкие температуры и непрерывный день (отсутствие ночи) в летнее время.

Размеры территорий, занимаемых климатическими, а соответственно и растительными зонами, весьма различны. Неравномерное распределение этих зон определяется неодинаковым располо-

жением суши в обоих полушариях и частично морскими течениями. Большая часть поверхности Южного полушария покрыта водой, поэтому там преобладает океанический климат. Выраженного пояса пустынь здесь нет, а зоны умеренного климата едва выявляются. В Северном полушарии прибрежные районы с океаническим климатом очень резко контрастируют с центральными районами, где господствует континентальный климат.

Климат изменяется не только в горизонтальном, но и в вертикальном направлении. Это же происходит и с растительностью Земли. Вертикальное размещение поясов растительности в горах создает высотную поясность. Происходит последовательная смена растительных зон, но более быстрая, чем на равнине, так как на равнинах климат изменяется значительно медленнее, чем в горах.

Как известно, похолодание происходит не только при движении от экватора на север и юг, но и с увеличением высоты. Изменение средней атмосферной температуры происходит при подъеме приблизительно на 100 м, что соответствует смещению на 1 градус широты. Это оказывает влияние на распространение растительности: например, растения, характерные для Арктики, могут встречаться и на экваторе в высокогорьях.

Между высокоширотными и высотными местообитаниями имеются и существенные различия. Так, в горах из-за прозрачности воздуха солнечная радиация интенсивнее. Ночи в горах часто гораздо холоднее, чем в низменностях на той же широте. Температурный режим часто различен на разных склонах одного горного массива. Зимой (например, в средних широтах Северного полушария) южные и западные склоны обычно суше северных и восточных, поскольку северные склоны не получают прямого солнечного излучения, а восточные получают его утром, когда воздух еще не прогрет.

На определенную закономерность распределения растительности по поверхности земли впервые обратил внимание А. Гумбольдт (1769—1859). Он заметил, что растения имеют тенденцию встречаться в повторяющихся сочетаниях. Более того, если климат, почва и биологические взаимодействия сходны между собой, возникают и сходные группировки растений. А. Гумбольдт открыл также взаимосвязь между широтой и высотой над уровнем моря. Он же обнаружил, что подъем в горы в тропиках аналогичен путешествию на север или на юг от экватора.

Однако имеются и такие растительные сообщества, которые не связаны с зональным расположением. Их распространение скорее зависит от определенных почвенных факторов. В этом случае говорится об *интразональной (азональной) растительности*, которая может встречаться в пределах одной или нескольких зон. Сюда относят растительность засоленных почв, болот, дюн, лугов и в

определенном смысле — высокогорную растительность. Подобная растительность не образует своей самостоятельной зоны, а лишь встречается в пределах одной или нескольких зон.

Взаимодействием климата, топографии и типа почвы определяется распространение растительных сообществ, которые выделяют в следующие зоны: дождевые леса, саванны, листопадные тропические и муссонные леса, пустыни, степи, умеренные широколиственные леса, умеренные смешанные и хвойные леса, тайгу, тундры.

Растительность лугов. Луговые сообщества представлены мезофильными и многолетними гигрофильными травами. Луга могут быть первичными и вторичными или быть образованными после осушения болот. Первичные луга встречаются преимущественно в высокогорных районах. В лесной зоне луга имеют вторичное происхождение, что связано с вырубкой лесов. Покося и выпас скота препятствуют естественному восстановлению леса.

Равнины луга чаще всего находятся в поймах рек и на водоразделах. Луга в поймах рек называют *пойменными*, или *заливными*; они располагаются на речных террасах, заливаемых во время паводка. На водоразделах их называют *внепойменными*, или *материковыми*. Материковые луга подразделяются на *суходольные*, располагающиеся на возвышенных дренируемых участках, и *низинные*, занимающие увлажненные пониженные участки.

Пойменные луга подвергаются затоплению паводковыми водами иногда почти на месяц. При затоплении лугов на них оседают мелкие минеральные частицы, образуя наилок, в котором содержится большое количество минеральных веществ. В пойме выделяют три части: *приусловую*, *центральную* и *притеррасную*.

Приусловая пойма наиболее приподнята, и в растительном покрове господствуют длиннокорневищные злаки: пырей ползучий (*Agropyron repens*), костер безостый (*Bromus inermis*), веиник наземный (*Calamagrostis epigeios*) и др. Из разнотравья характерны гравилат речной (*Geum rivale*), герань луговая (*Geranium pratense*), порезник промежуточный (*Libanotis intermedia*) и др.

Центральная часть поймы ниже приусловой, она влажная и хорошо дренирована. В этой части поймы имеется максимальное количество видов растений: хорошо представлены злаки и очень много бобовых, а также обширен и состав разнотравья. Из злаковых растений здесь встречаются овсяница луговая (*Festuca pratensis*), ежа сборная (*Dactylis glomerata*), тимофеевка луговая (*Phleum pratense*), лисохвост луговой (*Alopecurus pratensis*) и др. Бобовые представлены чиной луговой (*Lathyrus pratensis*), различными видами клеверов (*Trifolium*) и др. Из разнотравья встречаются герань луговая (*G. pratensis*), купальница европейская (*Trollius europaeus*), горюцвет кукушкин (*Coronaria flos-cuculi*), борщевик сибирский (*Heracleum sibiricum*), виды лютиков (*Ranunculus*) и др.

Притеррасная часть поймы — самая низкая и наиболее увлажненная: сюда стекают атмосферные осадки, здесь часто встречаются выходы грунтовых вод. Все это создает условия для избыточного увлажнения. В притеррасной пойме много осок (*Carex*), а из злаков типична щучка дернистая (*Deschampsia caespitosa*).

Растительность болот. Болота формируются в условиях сильного переувлажнения и могут встречаться в любой зоне. Переувлажнение может быть связано с понижением рельефа, где накапливается вода, или с атмосферными осадками на слабо дренируемых участках. В болотах развивается гигрофильная растительность. По составу растительности болота бывают *травяные*, *моховые* и *лесные*.

По происхождению и обеспеченности питательными веществами выделяют три типа болот: 1) низинные (эвтрофные); 2) переходные (мезотрофные); 3) верховые (олиготрофные). Низинные и переходные болота получают влагу грунтовых вод и вод поверхностного стока, а верховые — только влагу осадков.

1. *Низинные болота* развиваются в понижениях и снабжаются грунтовыми водами, насыщенными солями. Эти болота богаты травянистой растительностью, иначе их называют *травяными*. Здесь произрастают рогоз широколистный (*Typha latifolia*), таволга вязолистная (*Filipendula ulmaria*), тростник обыкновенный (*Phragmites communis*), ирис болотный (*Iris pseudacorus*), белокрыльник болотный (*Calla palustris*) и разнообразные виды осок (*Carex*). Древесные растения на этих болотах представлены ольхой черной (*Alnus glutinosa*), березой пушистой (*Betula pubescens*), ясенем обыкновенным (*Fraxinus excelsior*), многими видами ив (*Salix*); моховой покров представлен зелеными мхами.

2. *Переходные болота* сочетают в себе признаки верховых и низинных болот. Эти болота умеренно обеспечены элементами питания. На них растут березы, сосны, ивы, иногда можно встретить ель. Здесь встречаются сфагновые мхи и гигрофиты низинных болот.

3. *Верховые болота* располагаются в основном на плоских водораздельных пространствах. Влагу верховые болота получают за счет атмосферных осадков, но вода с питательными веществами стекает вниз. Почвы в этих болотах бедны элементами питания и имеют кислую реакцию. Верховые болота покрыты сплошным ковром сфагновых мхов, поэтому их называют также *сфагновыми*.

Сфагновые болота наиболее широко представлены в лесной зоне. Растительный покров развивается в поверхностном слое торфа, а переувлажненный торф почти не содержит кислорода и беден питательными веществами. Растительный покров верховых болот крайне беден. Из травяных растений здесь можно встретить виды пушицы (*Eriophorum*), морошку (*Rubus idaeus*), росянку круглолистную (*Drosera rotundifolia*). Кустарники и кустарнички немно-

гочисленны: клюква (*Oxycoccus palustris*), багульник болотный (*Ledum palustre*), голубика (*Vaccinium uliginosum*), мирт болотный, или кассандра (*Chamaedaphne calyculata*), ива (*Salix*). Древесные растения представлены в основном сосной обыкновенной, а за Уралом — сосной сибирской.

При развитии болот сначала формируются болота низинного типа, по мере накопления торфа они становятся переходными, а затем — верховыми.

Сорно-рудеральная растительность. Рудеральная растительность занимает пустыри, участки около строений, вдоль дорог и другие вторичные местообитания. Как правило, эти растения являются нитрофилами. У них нередко развиты различные защитные приспособления: ткани этих растений могут содержать яд; листья и стебель могут быть покрыты ядовитыми волосками, а сам стебель — колючками и прочими приспособлениями. К таким растениям относятся лопух войлочный (*Arctium lappa*), виды крапивы (*Urtium*), белена черная (*Hyoscyamus niger*) и др.

Сорные растения (сеgetальные растения) приспособились к произрастанию на посевах сельскохозяйственных растений. Жизненный цикл некоторых сорных растений приспособлен к определенным культурам и связан с их жизненным циклом. К сорным растениям относятся некоторые виды васильков (*Centaurea*), ежовник рисовый (*Echinochloa oryzoides*), плевел льновыи (*Lolium linicolum*) и др.

ЭЛЕМЕНТЫ ФИЗИОЛОГИИ РАСТЕНИЙ

Живые растения постоянно тестируют условия внешней и внутренней среды и соответствующим образом реагируют на них, в том числе и своими ростовыми процессами. Эти реакции служат для оптимизации условий питания и размножения. Питание, как известно, необходимо для существования организма, а размножение — для существования вида.

Физиология растений — это наука о функциональной активности растительных организмов. Сведения о процессах, происходящих в живом растении, накапливались издавна, по мере развития ботаники. Прогресс в этой области биологии определялся использованием новых, все более совершенных методов исследования, заимствованных из физики и химии.

Физиология растений зародилась в XVII—XVIII вв. В классических трудах английского ботаника и врача С. Гейлса «Статистика растений» (1727) и итальянского биолога и врача М. Мальпиги — «Анатомия растений» (1675—1679) наряду с описанием структуры растительных тканей и органов излагаются результаты физиологических опытов. Эти опыты доказывали существование восходящих и нисходящих токов воды и питательных веществ у растений. В 1772—1782 гг. Д. Пристли, Я. Ингенхауз и Ж. Сенебье, дополняя друг друга, открыли явление фотосинтеза.

Как самостоятельная область знаний физиология растений стала рассматриваться с выхода в 1800 г. трактата Ж. Сенебье «Physiologie végétale», где ученый не только предложил термин «физиология растений», собрал и обработал все данные по этой дисциплине, известные к тому времени, но и сформулировал основные задачи физиологии растений и используемых методов.

Основателями отечественной физиологии растений являются А. С. Фамицин, проводивший фундаментальные исследования обмена веществ и энергии у растений, и К. А. Тимирязев, исследовавший роль хлорофилла в фотосинтезе и обосновавший космическую роль зеленых растений.

Со второй половины XX в. в физиологии растений происходит процесс слияния биохимии и молекулярной биологии, биофизи-

ки и биологического моделирования, цитологии, анатомии и генетики растений. Наряду с углублением исследований на субклеточном и молекулярном уровнях возрастает интерес к изучению систем регуляции и механизмов, обеспечивающих целостность растительного организма. Ускоряются исследования механизмов реализации наследственной информации, роли мембран в системах регуляции, механизмов действия фитогормонов. Этому способствует быстрый прогресс в разработке методов культуры органов, тканей и клеток.

Перед современной физиологией растений стоят многочисленные задачи, которые в обобщенном виде можно сформулировать следующим образом:

1. Изучение закономерностей жизнедеятельности растений (механизмы питания, роста, движения, размножения, трансформация энергии, биоэлектрические и гормональные воздействия и др.).

2. Разработка теоретических основ получения максимальных урожаев сельскохозяйственных культур. Причем со временем речь, возможно, будет идти не только о пищевых, технических, лекарственных и декоративных культурах, но и о культурах, выращенных на биомассу для получения топлива, а также белка и других органических продуктов.

3. Разработка установок для осуществления процессов фотосинтеза в искусственных условиях. Это откроет перспективу получения топлива и промышленного производства продуктов питания и материалов.

Наряду с классическими методами исследований (полевой, вегетативный, водные культуры и др.) физиология растений использует физико-химические методы, методы выращивания культуры клеток и тканей, на которых основана клеточная биотехнология, и др.

Основными разделами физиологии растений являются фотосинтез и транспорт веществ, дыхание и обмен вторичных соединений, почвенное питание, водный обмен, рост и развитие, устойчивость растений.

ВОДООБМЕН И ПЕРЕДВИЖЕНИЕ ВЕЩЕСТВ

Содержание воды в растительных тканях представляет собой исключительно изменчивую и динамическую величину. Оно сильно различается у разных видов, в различных частях растений, претерпевая сезонные и суточные изменения в одних и тех же тканях. Изменения обуславливаются возрастом ткани, доступностью почвенной влаги и соотношением поглощения воды и транспирации.

В результате фотосинтеза, с одной стороны, и поступления через корень воды с растворенными в ней питательными веществами — с другой, создаются два тока различных веществ двустороннего транспорта — *восходящий* и *нисходящий*. При *восходящем токе* (*транспирационном*) растворенные минеральные вещества идут от корня по стеблю к листьям и другим органам растения. Большая часть воды восходящего тока в процессе транспирации испаряется в атмосферу, а меньшая используется на метаболические реакции, поддержание тургора клеток, в транспорте органических веществ по флоэме от листьев к корням. *Нисходящий ток* (*ток ассимилянтов*) переносит органические вещества, полученные в результате фотосинтеза, из листьев к корням, а также — к цветкам и плодам, где они используются в метаболизме или откладываются в запас. Восходящий ток осуществляется по ксилеме, а нисходящий по флоэме. Такое перемещение веществ получило название *дальнего транспорта*.

Ближний транспорт — это передвижение ионов, органических веществ и воды между клетками и тканями. При этом вода и растворенные вещества могут передвигаться по клеточным стенкам, т.е. по *апопласту* и *цитоплазме* клеток, соединенных друг с другом плазмодесмами, т.е. по *симпласту*. По апопласту передвигаются вода и минеральные вещества, а по симпласту — минеральные и органические вещества.

Путем диффузии и обменных процессов ионы поступают в клеточные стенки корневых волосков и затем через коровую паренхиму перемещаются к проводящим пучкам (*радиальный транспорт*). Это передвижение происходит как по клеточным стенкам — апопласту, так и по симпласту. Перемещение ионов по апопласту идет за счет диффузии и обменной адсорбции по градиенту концентрации и ускоряется током воды. Благодаря функциональной активности плазмалеммы поглощение цитоплазмой может происходить уже в корневых волосках (ризодерме) и на всем пути движения ионов по апопласту.

Движение минеральных веществ по симпласту осуществляется благодаря движению цитоплазмы (и, возможно, по каналам ЭПС), а между клетками — по плазмодесмам. Направленному движению по симпласту могут способствовать градиенты концентрации веществ. Эти градиенты возникают вследствие того, что вещества, поступившие в клетку, включаются в процессы метаболизма и их концентрация снижается.

Диффузия ионов и молекул по свободному пространству клеток прерывается на уровне эндодермы. Ее клетки с подковообразными утолщениями и поясками Каспари служат непреодолимым барьером для передвижения веществ по апопласту, поскольку содержат суберин, обладающий гидрофобными свойствами. Таким образом, единственный путь дальнейшего перемещения веществ

через эндодерму — это транспорт по симпласту, что обеспечивает метаболический контроль поступления веществ. Существование в эндодерме *пропускных клеток*, в которых подковообразные утолщения и пояски Каспари недоразвиты или отсутствуют, позволяет незначительной части поглощенных веществ избежать метаболического контроля.

Поглощение воды из внешней среды является обязательным условием существования любого живого организма. Вода может поступать в клетки растений благодаря набуханию биокolloидов и дальнейшему увеличению степени их гидратации. Такое поступление воды характерно для сухих семян, помещенных в воду. Но главным способом поступления воды в живые клетки растений является ее осмотическое поглощение.

Осмозом называется прохождение молекул растворителя из области с более высокой концентрацией в область с более низкой концентрацией через разделяющую их полупроницаемую мембрану. Во всех биологических системах растворителем служит вода. Растительная клетка окружена клеточной стенкой, которая обладает определенной эластичностью и может растягиваться. Вакуоль содержит большое количество осмотически активных веществ — сахаров, органических кислот, солей, которые способствуют поддержанию осмотического давления в клетке. Поскольку мембрана избирательно проницаема и вода проходит через нее значительно легче, чем вещества, растворенные в клеточном соке и цитоплазме, при помещении клетки в воду, последняя по законам осмоса будет поступать внутрь клетки.

Водные растения, как правило, не испытывают недостатка в воде. Вышедшие на сушу растения приобрели способность создавать внутри своего тела непрерывный восходящий ток воды. Этот ток начинается на поглощающей воду поверхности корней, пронизывает все растение и заканчивается на испаряющей поверхности наземных органов, главным образом — листьев. Таким образом, водообмен у растений складывается из трех этапов: 1) поглощение воды корнями; 2) передвижение ее по сосудам; 3) испарение листьями — *транспирация*. Хотя небольшое количество воды может поглощаться и надземными частями растения, практически вся вода и минеральные соли поступают в организм высших растений через корневую систему из почвы.

Наиболее интенсивное поглощение воды происходит в зоне развития корневых волосков. Из них вода поступает через кору, эндодерму (самый внутренний слой клеток коры) и перицикл к первичной ксилеме. Попав в проводящие элементы ксилемы, вода поднимается по корню и стеблю в листья.

Вода с растворенными веществами перемещается в растениях по *апопластному* (по клеточным оболочкам), *симпластному* (от протопласта к протопласту через плазмодесмы) или смешанному

путям. Поскольку сопротивление клеточных стенок для воды значительно ниже по сравнению с сопротивлением цитоплазмы, более быстрый транспорт воды осуществляется через корень по апопласту.

В сосуды ксилемы вода поступает благодаря осмотическому механизму. Суть этого механизма заключается в том, что внутри корневого волоска концентрация осмотически активных веществ выше, чем в почве, и, всасывая воду, клетки корневого волоска разбавляют концентрацию клеточного сока. *Осмотически активными веществами* в сосудах и их клеточных стенках служат минеральные и органические вещества, выделяемые активными ионными насосами, функционирующими в плазмалемме паренхимных клеток, окружающих сосуды. Накопление этих осмотически активных веществ в сосудах создает сосущую силу, способствующую осмотическому транспорту воды в ксилему.

В результате активной работы ионных насосов в корне и осмотическому (пассивному) поступлению воды в сосуды ксилемы в них развивается гидростатическое давление, получившее название *корневого давления*. Оно обеспечивает поднятие *ксилемного раствора* по сосудам ксилемы из корня в надземные части. Механизм поднятия воды по растению вследствие развивающегося корневого давления называют *нижним концевым двигателем*.

Когда вода испаряется с поверхности клеточных оболочек листьев, ее замещает вода из клеток, диффундирующая через плазматическую мембрану. Мембрана свободно пропускает воду, но она непроницаема для растворенных веществ, находящихся в клетке. В результате концентрация веществ в клетке повышается, а водный потенциал снижается. Возникает градиент водного потенциала между этой клеткой и соседними клетками, более насыщенными водой. Из-за чрезвычайной силы сцепления молекул воды это натяжение существует на всем протяжении стебля до самых корней, так что вода вытягивается из них, продвигается по ксилеме и распределяется среди клеток, которые испаряют ее в атмосферу.

Примером работы нижнего концевого двигателя может служить так называемый «плач» растений. Весной у деревьев с еще не распустившимися листьями можно наблюдать интенсивный ксилемный ток жидкости снизу вверх через надрезы ствола и даже верхних веток кроны. У вегетирующих растений при удалении стебля с листьями из оставшегося пенька довольно долго выделяется *ксилемный сок*, или *посока*. Еще одним примером работы нижнего концевого двигателя является *гуиттация*. При высокой влажности воздуха на концах и зубчиках листьев выделяются капельки жидкости. Функцию выделения жидкости из тканей листьев выполняют специальные образования — *гидатоды*, локализованные в зуб-

чиках листьев. В гуаттационной жидкости обнаружены минеральные и органические соединения.

Согласно *теории сцепления (когезионной теории)*, вода в капиллярных трубках сосудов ксилемы поднимается вверх в ответ на присасывающее действие листьев вследствие действия сил сцепления (когезии) молекул воды друг с другом и действия сил прилипания (адгезии) столба воды к гидрофильным стенкам сосудов. Обе силы препятствуют также образованию полостей у стенок сосудов, заполненных воздухом и способных закупорить сосуд.

Абсолютная скорость передвижения воды по ксилеме невелика, однако такая скорость снижает сопротивление движению воды, возникающее в капиллярах сосудов древесины, и сосущая сила клеток листьев оказывается достаточной как для удержания всей массы воды в стебле, так и для транспорта ее наверх.

Из-за необходимости максимального контакта с воздушной средой растение имеет очень большую листовую поверхность. Увеличение поверхности облегчает поглощение углекислого газа, улавливание света и это же создает огромную поверхность испарения. В результате потери воды клетками листьев в них снижается водный потенциал, т.е. возрастает сосущая сила листа. Это приводит к усилению поглощения клетками листа воды из ксилемы жилок и передвижению воды по ксилеме из корней в листья. Таким образом, *верхний концевой двигатель*, обеспечивающий передвижение воды вверх по растению, создается и поддерживается высокой сосущей силой транспирирующих клеток листовой паренхимы. Верхний концевой двигатель может работать и при полном отключении нижнего концевого двигателя. Для его работы используется энергия внешней среды — температура, движение воздуха. Сила верхнего концевого двигателя будет тем больше, чем активнее транспирация.

Таким образом, продвижению воды с растворенными в ней солями способствуют сосущая сила корневых волосков, корневое давление, сила сцепления между молекулами воды и стенками сосудов, а также сосущая сила листьев, которые постоянно испаряют воду, притягивая ее из корней.

Транспирация является физиологическим процессом испарения воды растением. Основным органом транспирации является лист. Вода испаряется с поверхности листьев и через устьица. Снаружи листья имеют однослойный эпидермис, внешние стенки клеток которого покрыты кутикулой, а часто и восковым налетом. Эпидермис вместе с кутикулой образуют эффективный барьер на пути движения воды.

Транспирация складывается из двух процессов: 1) передвижения воды из листовых жилок в поверхностные слои стенок клеток мезофилла; 2) испарения воды из клеточных стенок в межклеточные пространства и полустыичные полости с последующей диф-

фузией в окружающую атмосферу через устьица (*устыичная транспирация*) или испарения воды из клеточных стенок эпидермиса в атмосферу путем *кутикулярной транспирации*.

Вода транспортируется к испаряющим поверхностям преимущественно по клеточным стенкам. Как и в корне, это обусловлено тем, что в клеточных стенках вода встречает более слабое сопротивление, чем при перемещении через протопласты и вакуоль. Чем меньше относительная влажность атмосферного воздуха, тем ниже его водный потенциал. Молекулы воды перемещаются из растения в направление более низкого водного потенциала, т.е. из тканей наружу через устьица.

Устьица играют важнейшую роль в газообмене между листом и атмосферой; это основной проводящий путь для водяного пара, кислорода и углекислого газа. В среднем число устьиц колеблется от 50 до 500 на 1 мм². Транспирация с поверхности листа через устьица идет почти с такой же скоростью, как и с поверхности чистой воды.

При открытых устьицах потери воды через кутикулу листа обычно незначительны по сравнению с общей транспирацией. Но если устьица закрыты, например во время засухи, кутикулярная транспирация приобретает большое значение в водном режиме растений многих видов. У молодых листьев с тонкой кутикулой кутикулярная транспирация составляет около половины всей транспирации, а у зрелых листьев с более мощной кутикулой на нее приходится лишь незначительная часть общей транспирации.

Открывание устьиц регулируется несколькими взаимодействующими механизмами. Движущей силой, вызывающей изменение ширины устьичной щели, является изменение тургора замыкающих клеток. По мере поглощения воды замыкающей клеткой более тонкая и эластичная часть ее стенки, удаленная от щели, растягивается. Поскольку более толстый и менее эластичный участок стенки, окаймляющий щель, растягивается слабее, замыкающие клетки принимают полукруглую форму, в результате чего устьица раскрываются.

Факторы внешней и внутренней среды прямо или косвенно влияют на состояние устьичного аппарата. Из внешних факторов наибольшее влияние оказывают влажность воздуха и условия водоснабжения, свет и температура, а из внутренних факторов — парциальное давление углекислого газа в системе межклетников, ионный баланс и фитогормоны. Фитогормон *цитокинин* способствует открыванию устьиц, а *абсцизовая кислота* — закрыванию.

Сильное влияние на работу устьиц оказывает степень насыщенности клетки водой. Различают *гидропассивную* и *гидроактивную* устьичные реакции. Гидропассивное закрывание устьиц связано со сдавливающим действием соседних клеток эпидермиса в условиях их полного тургора, а гидропассивное открывание мо-

жет произойти при ослаблении этого сдвливания в условиях дефицита влаги.

Гидроактивное закрывание устьиц произойдет, как только транспирация превысит корневое всасывание и снижение тургора в замыкающих клетках достигнет критического уровня. Реакция закрывания устьиц по мере развития водного дефицита в тканях обусловлена увеличением абсцизовой кислоты в клетках листа, которая нарушает обмен ионами водорода и кальция в замыкающих клетках.

На свету при хорошем водоснабжении устьица открываются тем шире, чем больше интенсивность освещения. Усиление синтеза углеводов в замыкающих клетках увеличивает их сосущую силу и вызывает поглощение воды, способствуя открыванию устьиц. Состояние устьиц зависит и от концентрации углекислого газа. Если концентрация углекислого газа в подустьичной полости падает ниже 0,03 %, тургор замыкающих клеток увеличивается и устьица открываются (усиление фотосинтеза приводит к снижению концентрации углекислого газа).

Колебания интенсивности транспирации отражают изменения степени открытия устьиц в течение суток. Закрывание устьиц в полдень может быть связано как с увеличением уровня углекислого газа в листьях при повышении температуры воздуха, так и с возможным водным дефицитом, возникающим в тканях при высокой температуре, низкой влажности воздуха и особенно в ветреную погоду. Как отмечалось, это приводит к увеличению концентрации абсцизовой кислоты и закрыванию устьиц. Снижение температуры воздуха во второй половине дня способствует открыванию устьиц и усилению фотосинтеза.

Процессы транспирации и усвоение углерода связаны друг с другом. Чтобы получить углекислый газ (открывание устьиц), растение вынуждено отдавать воду, а уменьшение потери воды (закрывание устьиц) снижает и приток углекислого газа. В сельском и лесном хозяйствах для получения максимального урожая важно знать соотношение между продукцией фотосинтеза и расходом воды у выращиваемых растений — с целью их регуляции. При недостатке водоснабжения в структуре и функциональной активности клеток наблюдаются различные нарушения, поэтому для получения устойчивых урожаев в засушливых районах необходимо развивать орошаемое земледелие. В условиях высокой сухости почвы большую роль в поддержании водного режима растений может играть их опрыскивание (создание искусственной росы).

В настоящее время выработана система мероприятий по борьбе с засухой, в числе которых большое место занимает искусственное орошение. Суть его заключается в установлении рационального поливного режима и системы питания растений в разных почвенно-климатических районах. Среди проблем поливного ре-

жима сельскохозяйственных культур наиболее важен вопрос о верхней и нижней границах допустимой влажности почвы в активном корнеобитаемом слое. *Верхний предел* доступной почвенной влаги называют *полевой влагоемкостью*. Если влажность почвы превышает полевую влагоемкость, то избыточная влага оказывается малополезной из-за недостатка кислорода. При иссушении почвы до влажности устойчивого завядания (*нижний предел* доступной влаги) растения страдают от острой почвенной засухи, неблагоприятно сказывающейся на всей дальнейшей жизнедеятельности, в том числе и на величине урожая.

КОРНЕВОЕ ПИТАНИЕ РАСТЕНИЙ

Первый физиологический эксперимент по изучению питания растений был проведен в 1629 г. голландским естествоиспытателем Я. Б. ван Гельмонтом. Он посадил в глиняный горшок с сухой почвой ивовую ветвь и регулярно поливал ее дождевой водой. Через пять лет растение и почва были взвешены отдельно. Масса ивы увеличилась во много раз, а масса почвы уменьшилась всего на несколько граммов. Исходя из этого Гельмонт сделал вывод, что вся растительная масса была создана за счет воды. Этот опыт послужил основой для создания *«водной теории»* питания, которая довольно долго держалась в ботанике.

Но еще Аристотель (384—322 до н.э.) выдвинул предположение, что растения получают пищу из почвы в виде сложных веществ. Это предположение в конце XVIII в. было развито немецким агрономом А. Тэером, который разработал *«гумусовую теорию»* питания растений, согласно которой растения питаются гумусом и водой.

Немецкий химик Ю. Либих, один из основателей агрохимии, в 1840 г. опубликовал книгу «Химия в приложении к земледелию и физиологии», где, возражая против гумусовой теории, обосновал *теорию минерального питания* растений. По этой теории основой плодородия являются минеральные вещества. В то же время Ю. Либих считал, что растения поглощают азот из воздуха в виде аммиака, и отвергал значимость органических веществ почвы для развития растений. Ю. Либих сформулировал «закон минимума», согласно которому внесение любого количества минеральных веществ в почву не даст прирост урожая, пока не будет ликвидирован недостаток веществ, содержащихся в минимальных количествах. Он разработал также «закон возврата», указывающий на необходимость возвращать в почву питательные вещества, изъятые растением.

Российские ученые П. А. Костычев и В. В. Докучаев разработали основы научного почвоведения. Отечественный агрохимик

К. К. Гедройц обосновал учение о *почвенном поглощающем комплексе*. а С. Н. Виноградский провел обширные исследования биологических процессов, происходящих в почве, и поэтому по праву считается основателем почвенной микробиологии. Помимо бактерий, трансформирующих различные формы азота, в почве имеются бактерии разложения. Некоторые бактерии снабжают растения витаминами и аминокислотами, поэтому роль микроорганизмов в почве очень велика.

Все эти исследования привели к правильному пониманию того, что плодородие почв связано как со специфическими особенностями материнской горной породы, так и с деятельностью почвенных микроорганизмов, которые минерализуют органические остатки

Содержание минеральных элементов в растении. Для нормальной жизнедеятельности растений необходимо 19 элементов: углерод, водород, кислород, азот, фосфор, сера, калий, кальций, магний, железо, марганец, медь, цинк, молибден, бор, хлор, натрий, кремний, кобальт.

Углерод, водород и кислород поступают в растение преимущественно в виде CO_2 , O_2 и H_2O . Эти элементы, а также азот называют *органогенами*. Углерод составляет в среднем 45 % сухой массы тканей, О — 42 %, Н — 6,5 %, N — 1,5 %. Все вместе органогенные вещества составляют — 95 %, а 5 % приходится на *зольные* вещества (Р, S, К, Са, Mg, Fe, Al, Si, Na и др.). О минеральном составе растений судят по анализу золы, остающейся после сжигания органического вещества. Перечисленные вещества золы относят к *макроэлементам*. Элементы, которые присутствуют в тканях в концентрациях от 0,001 % и ниже (на сухую массу тканей), называют *микроэлементами* (Mn, Cu, Zn, Co, Mo, B, Cl, V и др.). Содержание элементов в тканях растений непостоянно и может изменяться под влиянием факторов внешней среды.

Среди высших растений встречаются виды, резко отличающиеся от других по содержанию определенных элементов: Na — они называются *натриефилами* и Са — *кальциефилами*. Сюда относится большинство бобовых, что обусловлено характером почв и генетически закрепленными функциями данных элементов. Некоторые растения могут накапливать F, Al и другие элементы до токсического уровня.

Фосфор. Концентрация фосфора в растительных тканях составляет 0,2—1,3 % сухой массы растения; это важнейший элемент питания растений. Он входит в состав белков (*фосфопротеинов*), нуклеиновых кислот, фосфолипидов, нуклеотидов, принимающих участие в энергетическом обмене, витаминов и других соединений. Фосфор играет особую важную роль в энергетике клетки, поскольку именно в форме высокоэнергетических эфирных связей фосфора или пирофосфатных связей (АТФ) запасается энер-

гия в живой клетке. Еще одной функцией фосфора является его участие в фосфорилировании клеточных белков, этот процесс контролирует многие процессы метаболизма. При дефиците фосфора снижается скорость поглощения кислорода, изменяется активность ферментов, участвующих в дыхательном метаболизме, тормозится процесс синтеза белков и свободных нуклеотидов.

Сера. Содержание серы в растительных тканях относительно невелико: 0,2 — 1 % в расчете на сухую массу. Она тоже входит в число основных питательных элементов. Потребность в сере высока у растений, богатых белками (например, у бобовых), но особенно сильно она выражена у представителей семейства крестоцветных.

Сера входит в состав важнейших аминокислот — цистеина и метионина. Другая важная функция серы в растениях состоит в поддержании определенного уровня окислительно-восстановительного потенциала клетки. Сера входит в состав важнейших биологических соединений, таких, как коэнзим А, и витаминов (липовая кислота, биотин, тиамин). Некоторые виды растений содержат в малых количествах летучие соединения серы, они могут входить, например, в состав фитонцидов чеснока и лука. Недостаток серы снижает фотосинтез, синтез белков и скорость роста растений, особенно надземной части.

Калий. Содержание калия в тканях составляет 0,5 — 1,2 % в пересчете на сухую массу. Это один из самых необходимых элементов минерального питания растений. Особенно высока концентрация калия в овощных культурах — огурцах, томатах, капусте. Присутствие калия влияет на коллоидно-химический состав цитоплазмы, от которого существенно зависят практически все процессы в клетке. Калий необходим также для поглощения и транспорта воды по растению. Большое значение имеет калий в механизме открывания и закрывания устьиц.

При недостатке калия листья начинают желтеть снизу вверх, от старых — к молодым, причем они желтеют с краев. Недостаток калия снижает также продуктивность фотосинтеза, прежде всего за счет уменьшения скорости оттока ассимилянтов из листьев.

Кальций. Содержание кальция составляет 5 — 30 мг на 1 г сухого веса. Он выполняет многообразные функции в обмене веществ клеток и организма в целом. Это связано с его влиянием на структуру мембран, ионные потоки через них, биоэлектрические явления, на перестройку цитоскелета. Кальций активизирует также ряд ферментных систем клетки.

При недостатке кальция у делящихся клеток не образуются новые клеточные стенки. Кроме того, при этом происходит ослизнение клеточных стенок и разрушение клеток. В результате корни, листья и отдельные участки стебля загнивают и умирают.

Железо. Среднее содержание железа в растении 0,002 — 0,08 % сухой массы. Железо принимает участие в процессах фотосинтеза и дыхания. Оно также катализирует начальные стадии образования хлорофилла. Недостаток железа приводит к снижению интенсивности дыхания, фотосинтеза и выражается в пожелтении и быстром опадании листьев.

Азот. Азот входит в состав белков, нуклеиновых кислот и многих жизненно важных органических соединений. Для растений азот — дефицитный элемент. При его недостатке происходит торможение роста растений, ослабление синтеза хлорофилла и его полное разрушение, что приводит к более раннему созреванию семян.

Растения для своего развития нуждаются в значительных количествах азота. Запасы азота в почве могут пополняться различными путями. В естественных условиях основная роль в этом принадлежит специализированным группам микроорганизмов — азотфиксаторам, а также почвенным бактериям, способным минерализовать недоступный растениям органический азот животных и растительных остатков и азот гумуса.

Процессы разложения органического вещества почвы играют чрезвычайно важную роль в обеспечении растений источником азотного питания. Эти органические соединения разлагаются на более простые соединения бактериями и различными грибами и выделяют ион аммония в процессе *аммонификации*. Биологическое окисление аммиака и ионов аммония (нитрификация) последовательно осуществляется двумя группами специализированных автотрофных бактерий-хемосинтетиков: *Nitrosomonas* и *Nitrobacter*. Первые окисляют аммиак до нитритов, вторые окисляют нитриты до нитратов. Практически весь азот поглощается растениями в форме нитратов.

Содержание в почве доступного растениям азота определяется не только микробиологическими процессами минерализации органического азота и скоростью его поглощения растениями, его вымыванием из почвы, но и скоростью *денитрификации*, осуществляемой анаэробными бактериями. Этот процесс особенно интенсивно протекает во влажных, затопляемых и слабоаэрируемых почвах.

Микроорганизмы, осуществляющие биологическую азотфиксацию, можно разделить на две группы: 1) свободноживущие и 2) живущие в симбиозе с высшими растениями.

Свободноживущие азотфиксаторы (Azotobacter) являются гетеротрофами и нуждаются в углеводном источнике питания, поэтому они часто связаны с микроорганизмами, способными к разложению целлюлозы и других полисахаридов.

К группе *симбиотических азотфиксаторов* относят бактерии рода *Rhizobium*, образующие клубеньки на корнях бобовых расте-

ний (таких как клевер, соя, люцерна, горох), а также некоторые грибы и цианобактерии. Бактерии проникают в корневые волоски растений семейства бобовые на стадии проростков. Внутри клубеньков бактерии ассимилируют молекулярный азот, переводя его в усваиваемые растениями соединения, используя их для синтеза аминокислот и других азотосодержащих соединений. Среди всех азотофиксирующих организмов по количеству фиксируемого азота симбиотические бактерии занимают особое место.

При связывании азота клубеньковыми бактериями, живущими в симбиозе с бобовыми, один гектар почвы ежегодно может обогащаться на 200—300 кг азота. Свободноживущие бактерии, к примеру, обогащают почву на 15—30 кг. Основная роль в процессе азотофиксации принадлежит специальному ферменту *нитрогеназе*, который использует энергию АТФ.

Бобовые — самая большая группа растений, образующая симбиоз с бактериями для синтеза азота, но существуют и другие растения, образующие симбиоз для фиксации азота. Например, на корнях ольхи образуются клубеньки, населенные актиномицетами, что значительно обогащает лесную почву. У некоторых тропических деревьев и кустарников клубеньки развиваются на листьях, которые могут образовывать азотофиксирующие цианобактерии рода *Nostoc*.

Удобрения и их значение. В естественных биоценозах поглощенные из почвы соединения частично возвращаются в нее с опавшими листьями и ветками. При уборке урожая вещества, поглощенные из почвы, устраниются. Для предотвращения истощения почвы и получения высоких урожаев необходимо внесение удобрений. Согласно «закону минимума» (закону ограничивающего фактора), сформулированному Ю. Либихом, величина урожая определяется количеством того элемента в почве, который находится в минимуме. Увеличение содержания этого элемента за счет внесения удобрений будет приводить к возрастанию урожая.

Удобрения подразделяют на *минеральные* и *органические*, *промышленные* (фосфорные, калийные, азотные) и *местные* (торф, навоз, зола). Промышленные делят на *простые* (содержат один элемент питания) и *комплексные* (содержат два или более питательных элементов).

Фосфорные удобрения делят на три группы: а) водорастворимые (простой суперфосфат); б) нерастворимые в воде, но растворимые в слабых кислотах (преципитат, томасшлак); в) нерастворимые в воде и плохо растворимые в слабых кислотах (фосфоритная и костяная мука).

Калийные удобрения — растения поглощают калий больше всего из зольных элементов. Основой калийных удобрений является хлористый калий, который применяется на всех почвах и под все культуры. Сульфат калия особенно важен для культур, чувстви-

гельных к хлору (лен, картофель, цитрусовые). Калимагnezия применяется на песчаных и супесчаных почвах, бедных калием и магнием.

Азотные удобрения делятся на четыре группы: 1) нитратные (селитры) — щелочные, эффективные на кислых почвах; 2) аммонийные и аммиачные (сульфат аммония, аммиачная вода), эффективные на нейтральных и слабощелочных почвах; 3) аммонийно-нитратные удобрения; основное — аммиачная селитра, содержит до 34 % азота; 4) мочеви́на — содержит около 46 % азота.

Микроудобрения восполняют недостаток в микроэлементах и улучшают использование растениями основных питательных веществ.

Органические удобрения — навоз, торф, птичий помет; оптимально их совместное внесение с минеральными удобрениями. Представляют собой важный дополнительный источник основных минеральных элементов, улучшающий структуру почвы и ее биологическую активность.

Бактериальные удобрения. Используются для поддержания биологической активности почвы. К ним относятся бактерии разложения органических соединений фосфора в почве (фосфобактерии), а также свободноживущие и симбиотические азотфиксирующие бактерии.

РОСТ И РАЗВИТИЕ РАСТЕНИЙ

Рост растений. Способность к росту — одна из главных особенностей всех живых организмов. Рост многоклеточного организма можно разделить на три стадии:

1) деление клеток (увеличение числа клеток в результате митоза);

2) рост клеток (увеличение размеров клеток в результате поглощения воды и процессов синтеза);

3) дифференцировка клеток (специализация клеток в зависимости от вида тканей).

Все стадии роста связаны с биохимической активностью, особенно важная роль принадлежит белковому синтезу. Изменения, происходящие на клеточном уровне, приводят к изменению общей формы и структуры как отдельных органов, так и организма в целом.

Растения в отличие от животных способны расти в течение всей своей жизни, образуя новые ткани и органы, которые закладываются в эмбриональных зонах — меристемах. В зависимости от расположения в органах растений образовательной ткани различают несколько видов деления: *апикальный* (верхушечный) рост — образовательные ткани расположены на концах побегов и кор-

ней; *латеральный* (боковой) рост — образовательная ткань продуцирует слои клеток вдоль каждого побега и корня; *интеркалярный* (вставочный) рост — рост стебля за счет вставочной меристемы в узлах.

Растения для своего роста нуждаются в солнечном свете, углекислом газе, а также в поступлении воды и минеральных веществ. Из всего этого создаются вещества, свойственные самому растению, причем простые элементы превращаются в сложные органические молекулы, из которых и состоит само растение. Однако рост не является простым увеличением массы и объема растения. Растение дифференцируется, приобретая определенную форму, образуя разнообразные клетки, ткани и органы. Его развитие зависит от взаимодействия внутренних и внешних факторов.

На рост растений оказывают влияние многие факторы внешней среды. Прежде всего это физические факторы: свет, температура, сила тяжести, газовый состав, влажность, питательные вещества. Находясь в составе сообщества, растение испытывает влияние продуктов жизнедеятельности других растений, а также физиологически активных веществ микроорганизмов.

Важнейшим внешним стимулом, оказывающим многообразное влияние на рост растений, является свет. Он не только дает энергию для фотосинтеза и вызывает двигательные реакции, но и оказывает влияние на процессы развития. Рост растений может происходить на свету и в темноте. Зеленые органы высших растений в темноте приобретают ряд морфологических особенностей, такие растения называются *этиолированными*. У этиолированных растений недоразвиты, как правило, механические ткани и устьица. Растения лишены хлорофилла и имеют бледно-желтый цвет из-за присутствия каротиноидов. Явление этиоляции не связано с отсутствием хлорофилла или недостатком питания. Этиоляция является важной приспособительной реакцией проростков растения, находящихся в почве, позволяет им максимально расти в длину с минимальной затратой углеродных запасов. Для устранения этиоляции достаточно кратковременного (5—10 мин) освещения растений солнцем.

Как и другие процессы, рост растений зависит от температуры. В зависимости от приспособленности к действию температур различают растения: теплолюбивые — минимальная точка для их роста выше 10 °С, оптимальная 30—40 °С, и холодостойкие — с минимальной температурой 0—5 и оптимальной 25—31 °С. Оптимальной называют температуру, при которой рост осуществляется наиболее быстро. Но высокая скорость роста не всегда благоприятна для формирования растения.

Процесс роста клеток растений за счет их растяжения связан с поступлением в клетки воды, поэтому при недостаточном снабжении клеток водой их рост задерживается. При длительном недо-

статке воды в тканях фаза растяжения заканчивается быстрее, что приводит к укорочению стебля и корня, к уменьшению размеров листьев.

Для роста растений необходимо присутствие кислорода, однако кратковременное снижение его содержания наполовину значительно не сказывается на росте. Избыток углекислого газа в воздухе приводит к увеличению растяжимости клеточных стенок и кратковременному усилению роста тканей. Углекислый газ снижает рН клеточных стенок и индуцирует таким образом рост клеток.

На рост растений благоприятно влияет высокое содержание в почве минеральных элементов, особенно азота. Однако высокие концентрации азота, способствующие быстрому росту растений, задерживают процессы дифференцировки (в частности, закладку цветков). Высокий минеральный фон приводит к разрастанию вегетативных органов.

Физиологические процессы у растений координируются веществами, которые в той или иной мере влияют на рост, поэтому их обычно называют *ростовыми веществами*. Выделяют пять основных классов ростовых веществ: ауксины, гиббереллины, цитокинины, абсцизовая кислота и этилен.

Ауксины образуются в апикальных меристемах и стимулируют клеточное растяжение, рост отрезков стеблей, листьев и корней, вызывают их изгибание, а также усиливают образование корней у черенков. В сочетании с цитокининами и гиббереллинами стимулируют дифференцировку клеток.

Гиббереллины синтезируются в активно растущих органах и ускоряют процессы роста за счет деления и растяжения клеток. Кроме того, гиббереллины прерывают период покоя у семян клубней и луковиц.

Абсцизовая кислота индуцирует и увеличивает период покоя, ускоряет образование отдельного слоя при опадании листьев, тормозит рост отрезков стеблей.

Цитокинины синтезируются главным образом в меристеме корня и в составе пасоки поступают в побеги, где регулируют процессы обмена веществ. Кроме того, они активируют рост клеток листа, вызывают открывание устьиц. В цветковых растениях цитокинины обнаружены во всех тканях, особенно в меристемах.

Этилен содержится в различных органах высших растений: он способствует замедлению роста, ускорению старения клеток, созреванию и опаданию плодов.

Процессы роста тесно связаны со способностью растений к разного вида движениям. Растения не способны к перемещению всего организма, однако у них возможно движение отдельных частей и органов, и оно определяется тем, насколько чувствительно данное растение к внешним стимулам.

Тропизм — это перемещение части растения, вызываемое и направляемое внешним стимулом. Тропизмы бывают *положительными* и *отрицательными* в зависимости от того, куда направлено ответное движение — по направлению к фактору или от него.

Наиболее известное взаимодействие между растением и внешней средой выражается в изгибании побега по направлению к свету — *фототропизм*. Эта реакция обусловлена действием ауксина, вызывающего растяжение клеток теневой стороны верхушки побега.

Другим известным тропизмом является реакция на силу тяжести — *геотропизм*. Если проросток положить горизонтально, то у него корень будет изгибаться вниз, а побег — вверх. Существуют две гипотезы, объясняющие это явление. По одной гипотезе это связано с асимметричным перераспределением ауксина к нижней стороне органа. В таких условиях нижняя сторона побега должна расти вверх, а у корня верхняя сторона будет удлиняться быстрее, чем нижняя, и он изогнется вниз. Имеется также много данных, свидетельствующих о том, что восприятие силы тяжести связано с осаждением пластид, содержащих крахмал (амилопластид), в специализированных клетках побега и корня. Они играют роль гравитационных рецепторов (статолитов), приводящих к формированию градиентов ростовых веществ.

Существуют и другие виды тропизмов, например *хемотропизм* и *тигмотропизм*. Пыльцевые трубки проявляют положительный *хемотропизм* в ответ на вещества, образуемые в микропиле семязачатка. Положительный хемотропизм свойствен и для гифов некоторых грибов, например мукора. Как хемотропизмы особого рода можно рассматривать положительную реакцию корней на воду (*гидротропизм*) и реакцию некоторых органов растений на воздух (*аэротропизм*). Достаточно распространенным тропизмом является реакция на контакт с твердым предметом — *тигмотропизм*. Одним из наиболее типичных примеров этого является реакция усиков растения на твердую опору. Усики обвиваются вокруг любого предмета, которого они касаются. Клетки, касающиеся опоры, слегка укорачиваются, а клетки с противоположной стороны удлиняются. По некоторым данным, эта реакция происходит под действием ауксина.

Помимо *направленных* ростовых движений (*таксисов*) в ответ на внешние раздражители растения способны совершать и *ненаправленные* движения отдельных органов — *настии*. Это движения (*изгибы*) частей растения в ответ на изменение факторов внешней среды (свет, прикосновение, температура и др.). Наблюдаются следующие настии:

эпинастии — изгиб органа (чаще листа) происходит вниз; это может быть связано с ускорением роста на верхней стороне или

падением тургорного давления в результате оттока воды (опускание листочков мимозы, вики, акации белой);

гипонастии — изгиб органа за счет ускоренного роста или растяжения клеток нижней стороны черешка и центральной жилки (поднятие листовых пластинок на ночь вверх у лебеды, табака);

никтинастии — двигательные реакции, вызванные наступлением темноты, так называемый сон у растений (закрывание цветков, опускание на ночь соцветий у моркови);

фотонастии — раскрывание лепестков цветков при усилении освещения (соцветия цикория, одуванчика, картофеля);

термонастии — раскрывание лепестков при повышении температуры внутри цветка (тюльпан, мать-и-мачеха, мак огородный);

сейсмонастии — движение органов растений, которые являются ответом на удар или сотрясение (мимоза, кисличка, портулак).

В большинстве случаев настические движения обусловлены изменением тургора и происходят вследствие изменения концентрации осмотически активных веществ в специализированных клетках. Вследствие этого изменения увеличиваются или уменьшаются поглощение воды и соответственно тургорное давление. Определенную роль в этом процессе играют и фитогормоны (ауксин, этилен), а также фитохром.

Нутации — круговые или маятниковые движения частей растения за счет периодически повторяющихся изменений величин тургорного давления и интенсивности роста противоположных сторон определенного органа. Лучше всего это выражено у верхушек и усиков вьющихся растений. У них во время роста верхушка делает равномерные нутационные движения и при контакте с опорой начинает обвиваться вокруг нее (хмель, тыква, горох, фасоль).

Процессам роста, как и другим физиологическим явлениям, свойственна *периодичность*, которая обуславливается как особенностями процессов роста, так и воздействием факторов внешней среды.

У растений наиболее распространены *циркадные (околосуточные) ритмы* с периодом приблизительно 24 ч. Эти ритмы тесно связаны с суточными колебаниями освещенности, температуры и других факторов внешней среды. Сложившаяся периодичность физиологических процессов некоторое время сохраняется и при изменении условий среды, т.е. регулируется внутренними факторами, вследствие чего их называют *эндогенными факторами*. Внутренний механизм отсчета времени называют *биологическими часами*. Они дают возможность растениям реагировать на смену сезонов в результате точного измерения меняющейся продолжительности светового дня. Благодаря этому живые организмы хорошо

приспособлены к условиям обитания и мало зависят от случайных погодных изменений.

Кроме суточной периодичности, рост растений подвержен изменениям в течение сравнительно длительных периодов, например *сезонной периодичности*. Так, у растений умеренного пояса эта периодичность выражается в образовании годичных колец, когда прирост древесины летом достигает максимума и прекращается осенью, когда растение впадает в период покоя.

Для роста растений на любых этапах его развития характерен *период покоя*. Существует покой на этапе эмбрионального развития растений и покой побегов растений, находящихся на разных фазах эмбрионального развития. Различают *вынужденный* покой, причиной которого являются факторы внешней среды, препятствующие прорастанию семян и росту побегов, и *физиологический* покой, обусловленный свойствами организма.

Покой почек и побегов в большей степени, чем покой семян, зависит от климатических условий и является приспособлением для переноса неблагоприятных условий. У большинства видов средней полосы состояние покоя контролируется *фотопериодической реакцией*, которая выполняет сигнальную роль. Удлинение дня ускоряет вегетативный рост, а уменьшение длины дня приводит к остановке роста. Тем не менее выход из состояния покоя необязательно контролируется изменением длины дня. Для многих почек и семян выход из состояния покоя возможен лишь после длительного воздействия низких или, наоборот, высоких температур.

Тем не менее продолжительность дня (*фотопериод*) является очень важным внешним фактором в умеренных широтах. У растений такие явления, как цветение, образование плодов и семян, листопад и прорастание семян, тесным образом связаны с сезонным изменением длины дня и температуры.

Растения содержат пигмент (*фитохром*), который существует в двух различных взаимопревращающихся формах: одна поглощает красный свет, другая — дальний красный свет. Молекула пигмента участвует во многих физиологических процессах у растений (фоторегуляция прорастания семян, цветения и др.).

Все растения по их отношению к длине светового дня можно разделить на *короткодневные, длиннодневные и нейтральные*. Короткодневные растения цветут ранней весной или осенью и нуждаются для этого в более коротком световом дне. Среди короткодневных можно назвать некоторые виды хризантем, сою, землянику, первоцветы и др. Максимальный прирост и цветение у них наблюдается при 8-часовом дне. Длиннодневные растения цветут главным образом летом и нуждаются в большей длине дня (белена, рожь, пшеница, некоторые сорта картофеля, шпинат). Для перехода в фазу цветения им нужно более 12 часов. Нейтральные к длине дня растения зацветают, как только созреют (огурец, та-

бак, подсолнечник, кукуруза). Однако некоторые растения ведут себя как нейтральные только при определенной температуре.

Для всех органов растения свойственна определенная *симметрия* — это расположение частей растения в пространстве, при котором плоскость симметрии разделяет его на зеркально-идентичные половины. В зависимости от прохождения плоскостей симметрии выделяют: *радиальные органы*, через которые можно провести несколько плоскостей симметрии (корень, стебель); *билатеральные органы*, через которые можно провести только две плоскости симметрии (лист ириса, стебель кактуса); *моносимметричные*, когда можно провести только одну плоскость симметрии (цветки всех бобовых, губоцветных); *несимметричные* — нельзя провести ни одной плоскости симметрии (цветки валерианы).

Органы, имеющие одинаковое происхождение, имеющие морфологические отличия и выполняющие одинаковые или различные функции, называют *гомологичными*. К таким органам относят видоизменения какого-либо определенного органа: корня, листа или стебля. Органы, имеющие различное происхождение, не имеющие морфологических отличий, но выполняющие одинаковые функции, называют *аналогичными*. Например, колючки, предохраняющие от поедания органа животными, могут быть как стеблевого, так и листового происхождения.

Развитие растений. Качественные изменения в структуре и функциональной активности растения и его частей происходят в результате развития, которое осуществляется в течение всей жизни растения.

Развитие организма имеет две смысловые нагрузки — это и индивидуальное развитие отдельного организма (*онтогенез*), и развитие организмов в ходе эволюции (*филогенез*). В ходе онтогенеза (от момента образования зиготы до созревания семени включительно) реализуется наследственная информация организма (генотип) в конкретных условиях окружающей среды. В результате действия условий среды обитания происходит формирование всех признаков и свойств данного организма (фенотип).

Растения растут и развиваются в течение всей жизни, индивидуальное развитие составляет их жизненный цикл (*онтогенез*).

В онтогенезе высших растений выделяются четыре периода: 1) эмбриональный; 2) догенеративный (виргинильный); 3) генеративный (зрелость); 4) сенильный (старость).

Эмбриональный период онтогенеза семенных растений охватывает развитие зародыша от образования зиготы до созревания семени включительно.

Догенеративный период состоит из нескольких этапов. Этап *проростка* делится в свою очередь на фазы набухания семян, прорастания, гетеротрофного роста проростка и перехода к автотрофному способу питания.

После периода покоя поглощение семенами воды служит пусковым фактором прорастания. Проклевывание начинается, когда влажность семян достигнет критической точки (40—65 %) и в результате роста клеток зародышевого корня кончик корешка выталкивается из семени. Вслед за корнем начинает расти побег. Вдоль растущего корня появляются зоны деления, растяжения и дифференциации клеток. Побег удлиняется благодаря растяжению *гипокотилия* (например, у бобов и др.) или *мезокотилия* (например, у злаков). Листья в этот момент не развиваются, и гипокотиль в верхней своей части изгибается в виде крючка. У побега, достигнув поверхности земли, рост гипокотилия или мезокотилия прекращается, усиливаются рост *эпикотилия* и рост листьев.

На *ювенильном* этапе растение еще сохраняет семядольные листья. Листья, растущие за ними, более мелкие, и их форма иногда не вполне похожа на листья взрослых особей. *Имматурный* этап у растений можно охарактеризовать как «полувзрослое» состояние, когда растение уже потеряло ювенильные черты, но еще не вполне сформировалось как взрослое растение.

Растения в *виргинильный* период не способны к половому размножению. В этот период осуществляется прорастание семян и формирование вегетативных органов. Продолжительность виргинильного периода у разных видов растений неодинакова: от нескольких недель до десятков лет. Виргинильный период характеризуется полным отсутствием цветения, или же цветение выражено слабо даже при самых благоприятных для этого условиях. Виргинильное состояние поддерживается специфическим соотношением гормонов.

Генеративный период — это период готовности к зацветанию и образованию органов генеративного размножения, период закладки и роста органов размножения, формирования семян и плодов. В этот период растение наиболее жизнеспособно, оно сформировало вегетативную массу, вполне достаточную для обеспечения роста и развития цветков, семян и плодов. На этом этапе происходит процесс воспроизведения себе подобных организмов, обеспечивающих непрерывность существования вида и его расселение.

Сенильный период начинается от полной потери способности растения к цветению и плодоношению до естественной смерти. Это период прогрессирующего ослабления всей жизнедеятельности. Старение имеет большое биологическое значение, так как является одним из способов адаптации растений к неблагоприятным условиям внешней среды. Старение способствует также более быстрой эволюции, так как ускоряет смену поколений.

В онтогенезе форма и размеры органов и растения в целом определяются количеством и локализацией делящихся и растягивающихся клеток, интенсивностью их дифференцировки и роста. Ход

дифференцировки клеток, как и ход самого роста, контролируется фитогормонами. Формообразование (морфогенез) у растений включает процессы заложения, роста и развития клеток, тканей и органов, которые запрограммированы генетически.

Переход с этапа на этап сопровождается изменениями, которые приводят к образованию различных органов. Процесс появления различных органов происходит на протяжении всей жизни растения.

Продолжительность жизни у растений различна. *Однолетники* появляются весной из семян и заканчивают свой жизненный цикл в течение одной вегетации. *Двулетники* в первый год жизни развивают только вегетативные органы, а на второй год растение цветет и плодоносит. У *многолетних растений* (деревья, кустарники, а также травянистые растения) жизненный цикл охватывает период от нескольких лет до нескольких сотен лет. Достигнув определенного возраста, они могут цвести и плодоносить каждый год — *поликарпические растения*. Однолетние, двулетние и некоторые многолетние растения, цветущие и плодоносящие только один раз в жизни, являются *монокарпическими растениями*.

.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Андреева И. И. Ботаника / И. И. Андреева, Л. С. Родман : учебник. — М. : Колос, 2002.

Бавтуто Г. А. Ботаника. Морфология и анатомия растений / Г. А. Бавтуто, В. М. Еремин : учеб. пособие. — Минск, 1997.

Биологический энциклопедический словарь. — М. : Сов. энциклопедия, 1986.

Васильев А. Е. Ботаника (анатомия и морфология растений) / А. Е. Васильев и др. : учебник. — М. : Просвещение, 1978.

Гилберт С. Биология развития : в 2 т. : пер. с англ. — М. : Мир, 1994.

Долгачева В. С. Ботаника / В. С. Долгачева, Е. М. Алексахина : учебник. — М. : Издательский центр «Академия», 2003.

Еленевский А. Г. Ботаника (систематика высших, или наземных растений) / А. Г. Еленевский и др. : учебник. — М. : Издательский центр «Академия», 2001.

Лотова Л. И. Морфология и анатомия высших растений : учеб. пособие. — Киев : Эдиториал, 2000.

Миркин Б. М. Высшие растения / Б. М. Миркин и др. : учебник. — М. : Логос, 2001.

Миркин Б. М. Современная наука о растительности / Б. М. Миркин и др. — М. : Логос, 2001.

Рейвн П. Современная ботаника : в 2 т. : пер. с англ. / П. Рейвн и др. — М. : Мир, 1990.

Сергиевская Е. В. Систематика высших растений : практический курс. — СПб. : Лань, 2002.

Транковский Д. А. Практикум по анатомии растений. — М. : Высш. шк., 1979.

Тахтаджян А. Л. Флористические области Земли. — Л. : Наука, 1978.

Тахтаджян А. Л. Система магнолиофитов. — Л. : Наука, 1987.

Энциклопедический словарь лекарственных растений и продуктов животного происхождения. — СПб. : Специальная литература, 1999.

Эсау К. Анатомия семенных растений : в 2 кн. : пер. с англ. — М. : Мир, 1980.

Яковлев Г. П. Ботаника / Г. П. Яковлев и др. : учебник для фармац. институтов и фармац. фак. мед. вузов. — М. : Высш. шк., 1990.

Яковлев Г. П. Ботаника для учителя / Г. П. Яковлев и др. : в 2 ч. Ч. 1. — М. [б. и.]; ч. 2. — М. [б. и.], 1997.

Яковлев Г. П. Ботаника / Г. П. Яковлев и др. : учебник для фармац. институтов и фармац. фак. мед. вузов. — СПб. : Изд-во СПХФА, 2003.

УКАЗАТЕЛЬ НАЗВАНИЙ РАСТЕНИЙ

- Авокадо 216, 228
Алива 52, 355
 сидленая 360
Алонис весенний 240
Амля 405
Аир обыкновенный, или болотный 374, 376
Айва продолговатая 290
Акация 214, 295
 — белая 293
 — желтая 293
Аконит 194, 224, 236
Алоэ 52, 355
Алтей лекарственный 279
 — рогатый 278
Алыча см. Слива 83, 291
Амарант 247
 — хвостатый 248
Американское черное дерево 297
Анабена 117
Анис 26, 316
 — звездчатый см. Бадьян настоящий 228
Анютины глазки 264
Апельсин горький см. Цитрус 300
Аралия 313
Арбуз кормовой 266
 — столовый 266
Арника горная 350
Аспарагус 361
Аспергилл желтый 144
 — паразитический 143
Астра садовая 350
Астрагал 292
Асфоделус 356

Багульник болотный 378, 400
Бадан толстолистный 285
Бадьян настоящий 285
Базилик 344
Баклажан 332
Баранчики см. Примула, или первоцвет 209, 274
Барбарис обыкновенный 236
Барвинок малый 327
Бягат см. Ипомея 334
Безвременник великоцветный 351
 осенний 351
Белена черная 216, 332
Белокрыльник 376, 410
Бергамот см. Цитрус 301
Береза повислая, или бородавчатая 258
 пушистая, или белая 258
Бешеный огурец 265
Биховник см. Миндальник 291
Болитогол пятнистый 316
Борец см. Аконит 237, 238
Боярышник 83, 204, 216
Брусника 272, 274, 399
Бубенчик тангшен 347
Бузина черная 318
Бук восточный 255
 — лесной 254

Вайда красильная 269
Валериана лекарственная 201, 319
Василек синий 348
Василистник вонючий 240
Вахта трехлистная 326, 327
Вельвичия удивительная 326
Верба см. Ива 269, 271
Вербейник монетчатый 274, 275
 — обыкновенный 275
Вероника дубравная 337
Ветла см. Ива 271
Ветреница 80, 192, 237
Вех ядовитый, или цикута 316
Вечерница 269
Виноград дикий 311
 — культурный 309, 310
Вишня обыкновенная 291
Вороний глаз четырехлистный 80, 224, 364
Вьюнок полевой 82, 333, 334
 — скаммоний см. Ипомея 334

- Галантус 359
 Гвоздика 211, 249
 — китайская 250
 — садовая, или голландская 250
 Гевея бразильская 283
 Гелиотроп садовый 337
 Гинкго двулопастной 174, 176
 Гладиолус 82, 102, 354
 Гнетум 178
 — гнемон 178
 Голубика 274, 397, 400
 Гомфрена шаровидная 248
 Горец 251, 252
 — живородящий 252
 — земноводный 252
 — птичий, или спорыш 252
 Горечавка желтая 325, 326
 Горицвет весенний 240, 378
 Горох 80, 90, 102, 292
 Горчица белая 269
 — сарептская 269
 — черная 269
 Гравилат 192, 409
 Грейпфрут см. Цитрус 83, 216, 301
 Гречиха 251, 253
 — сахалинская 253
 — съедобная 253
 Гриб картофельный 118, 134
 Гулявник 268
 Гусиный лук желтый 352
- Джут 277
 Диоскорея 108, 363
 — кавказская 364
 — ниппонская 363, 364
 Дрожжи пекарские 135, 137, 138
 Дуб 80, 255
 — каменный 256
 — красильный 256
 — красный 256
 — монгольский 256
 — обыкновенный 255
 — пробковый 256
 — черешчатый 255
 Дурман вонючий 332
 Душица обыкновенная 341
 Дыня 28, 84, 266
- Ежевика см. Малина 214, 288
 Ель 80, 182
 — обыкновенная 182
 — сибирская 182
- Желтушник серый 269
- Женьшень 312, 313
 Живокость 194, 214, 237
 Жостер слабительный 306
- Заманиха 313
 Звездчатка 249
 Зверобой 195, 260
 — продырявленный 261, 262
 — пятнистый 262
 Зеленчук желтый 401
 Земляника 72, 82, 200
 — ананасная 289
 — зеленая 289
 Земляничное дерево 273
 Золототысячник красный 325
- Ива** 269
 — козья 271
 — лопарская 271
 — розмаринолистная 271
 — травянистая 271, 397
- Калган**, или лапчатка прямостоячая 289
 Калина обыкновенная 317
 Камелия японская 259
 Камнеломка болотная 285
 Камыш озерный 367
 Капуста 203, 217, 268
 Картофель 82, 330
 Кассита нитевидная 231
 Кассия 296
 — остролистная 296
 — узколистная 297
 — фистула 296
 Каучуковое дерево см. Гевея бразильская 283
 Каштан 102, 254
 — благородный 254
 — обыкновенный, или конский 303
 Кенаф 279
 Кендырь коноплевый 329
 Кипарисовые 182, 183
 Кипарис вечнозеленый 183
 Кислица обыкновенная 378, 399, 401
 Клевер 73, 209, 293
 Клен платановидный 401
 Клопогон даурский 240
 Клюква 272, 274, 400
 Кокосовая пальма 372, 374
 Колокольчик карпатский 347
 — круглолистный 345
 — крупноцветковый 347
 — персиколистный 347

- средний 347
- широколистный 347
- Конфетное дерево 307
- Кориандр, или кинза 316
- Коровяк обыкновенный 337
- Кофейное дерево 323
- Кочедыжник женский 164
- Крапива 192
 - двудомная 192, 280
 - жгучая 280
 - китайская 281
 - коноплелистная 281
- Красавка 331, 332
- Кровохлебка лекарственная 290
- Крокус, или шафран 354
- Крушина ломкая 306
- Крыжовник обыкновенный 285
- Кубышка желтая 234
- Кувшинка чисто-белая, или водяная лилия 233
- Кукуруза 193, 209, 369, 371
- Кукушкин лен обыкновенный 156
- Купальница европейская 238, 409

- Лаванда 26, 341, 344
- Лавр благородный 229, 230
 - камфорный 230
- Лактифиоль 269
- Ландыш майский 109, 361
- Лапчатка 194, 288
 - гусиная 288
 - прямостоячая 289
 - серебристая 289
- Ластовень сирийский 329, 330
- Левка 269
- Лен обыкновенный 156, 304
- Лещина обыкновенная 217, 256, 257
- Лилия 216, 352
 - белая 353
 - водяная 234
- Лимон см. Цитрус 59, 216, 301
- Лимонник китайский 401, 402
- Липа 93, 276
 - бегониелистная 276
 - обыкновенная 277
 - широколистная 277
- Лиственница 181, 182
 - даурская 182
 - сибирская 182
- Ломонос 237, 240
- Лотос египетский 235
 - желтый 235
 - каспийский 235
 - Комарова 235
- орехоносный 235
- Лох узколистный 308
- Лук 195, 353
 - батун 358
 - порей 358
 - репчатый 221, 358
- Львиный зев садовый 339
- Льнянка обыкновенная 337
- Люффа 266
- Люцерна 209, 214, 293

- Магнолия 192, 195
 - крупноцветковая 226
 - обратнаяйцевидная 227
- Майник двулистный 399, 401
- Мак опийный 199, 200, 241
- Малина 192, 288
- Манго 301, 302
- Мандарин см. Цитрус 216, 301, 406
- Маниок, или кассава 283
- Марена 259, 321, 323
 - красильная 325
- Марсдения кондуранго 330
- Маршанция обыкновенная 81, 153
- Марьин корень 242
- Масличная пальма 372, 374
- Мать-и-мачеха 429
- Махорка см. Табак 333
- Медуница неясная 336, 401
- Мелисса 344
- Миндаль 192
 - низкий 291
 - обыкновенный 291
- Мирт болотный 274
 - обыкновенный 297
- Можжевельник 183
 - обыкновенный 183
- Молочай 211, 282
 - солнцегляд 282
- Морковь 75, 210, 314
- Мыльнянка лекарственная 250
- Мюленбекия 251
- Мята 26, 341, 343
 - перечная 343

- Наперстянка пурпурная 194, 337, 339
- Нарцисс 102, 196, 359
- Незабудка 211, 336
- Ноготки календулы 350

- Обвоиник греческий 330
- Облепиха крушиновая 308, 309
- Овес 371
- Огурец 84, 265, 266

Одуванчик лекарственный 348
 Окопник лекарственный 335
 Олеандр 329
 Ольха 217, 256
 — серая 258
 — черная 258
 Орляк 164
 Осина 193, 378
 Осока вздутая 368
 — волосистая 401
 — парвская 369
 — пузырчатая 367

 Палочка сырная 115
 Паслен сладкогорький 332
 — черный 332
 Пассифлора инкарнатная 262
 Пастушья сумка 217, 268
 Пеперомия 231, 232
 Первоцвет весенний 274
 Перец 231—233
 — черный 232
 — красный, или стручковый 332
 Петрушка 75, 93, 316
 Пижма обыкновенная 348
 Пикульник ладанниковый 344
 Пион 192, 242
 — бело-цветковый 242
 — тонколистный 242
 Плаун булавовидный 158
 Плевроциум Шребера 156
 Плющ обыкновенный 209, 312, 313
 Подмаренник настоящий 323
 Подорожник 46, 337, 340
 — блошный 341
 — большой 341
 — ланцетный 340
 Подофилл щитовидный 237
 Полынь горькая 209, 350
 — цитварная 350
 Примула, или первоцвет 209, 274
 Просо 371
 Пустырник сердечный 344

 Рапс 269
 Раувольфия змеиная 329
 Рвотный корень, или ипекакуана 325
 Ревень 217, 253
 — волнистый 253
 — тангутский 253
 Рододендрон даурский 272, 273
 Рожь 203, 369
 Роза дамасская см. Шиповник 26, 288, 289

Ромашка лекарственная 348, 350
 Рыжик 269
 Рябина 102, 198, 290
 — обыкновенная 290
 — черноплодная 290
 Рябчик 353, 439

 Саговник поникающий 176
 Сальвиния плавающая 166
 Сандал синий, или кемпешевое дерево 297
 Сахарный тростник 310, 371
 Свекла 102, 245, 247
 Свербига восточная 268
 Седмичник европейский 401
 Селезеночник обыкновенный 285
 Сельдерей 210, 314, 316
 Сердечник 269
 Синхитрий 119
 Синюха голубая 334, 335
 Скумпия кожевенная 301, 406
 Слива 291
 — домашняя 291
 Смородина 193, 285
 — кислая 286
 — колосистая 286
 — красная 286
 — черная 286
 Сморок 141
 Солодка 293
 Сосна 181
 — обыкновенная 182, 399
 — сибирская 182, 399
 Софора японская 214, 293
 Соя 292, 293
 Спаржа лекарственная 362
 Спирулина 117
 Спорынья пурпурная 139
 Столовый арбуз 266
 Страстоцвет голубой 262
 Стрептококк молочнокислый 115
 Стрихнос 322
 — ядоносный 322
 Строфант 329
 Строчки 137
 Сумах лаковый 301, 302
 Сурепка 268
 Сушеница болотная 350

 Табак 333
 — душистый 333
 Тамариндовое дерево 296
 Теветия перуанская 329

Термопсис 293
— ланцетный 293
Терн 83, 291
Тимьян 341, 344
Гмин 316
Томат. или помидор 331
Тополь 193, 269, 271
— бальзамический 271
— белый, или серебристый 271
— гибридный 271
— пирамидальный 271
— черный 271
Туя 183
— западная 183
Тыква 84, 265, 266
Тюльпанное дерево 227

Укроп 26, 314, 316

Фасоль 292, 293
Фейхоа Селлова 297
Фенхель 316
Ферула вонючая 316
Фиалка 263, 264
— альпийская см. Цикламен 275
— полевая 264
— трехцветная 263
— удивительная 264
Филлантус кислый 282, 283
Финик китайский 307
Финиковая пальма 372, 374
Фисташка настоящая 301
Фрезия 354

Хвощ 77, 161, 162
Хинное дерево 324
Хламидомонада снежная 120, 127
Хлопчатник обыкновенный 49
Хлорофитум 355
Хрен 209, 269

Цикламен 274
— персидский 275
Цикорий 350
Цитрус 300, 301

Чай луговой см. Вербейник монетчатый 275
Чайный куст 260
Чемерица Лобеля 351
Черемуха 291
— обыкновенная 291
Черешня 291
Черника 272, 274
Чеснок 353, 358
Чилибуха 321, 322
Чистец однолетний 344
Чистотел весенний 209
Чистяк 75, 237, 402

Шалфеи 26, 194, 341
— блестящий 344
— лекарственный 344
Шафран посевной 354
Шиповник 26, 109, 203, 289
— коричный 289
— майский 289
— морщинистый 289
— собачий 109, 289
Шлемник байкальский 194, 344
Шоколадное дерево 207
Шпинат огородный 245, 247

Щавель 109, 251
Щитовник мужской 164

Эвкалипт 26, 297
Элеутерококк колючий 313
Эремурус 356, 378
Эфедра 179
— двухколосковая 180
— хвошевая 180

Яблоня 80, 200, 217, 290
— домашняя 290
— лесная 290
Ярутка полевая 217, 268
Ясколка 249
Яснотка белая 344
Ятрышник пятнистый 75, 365
Ячмень 210, 371

Одуванчик лекарственный 348
 Окопник лекарственный 335
 Олеандр 329
 Ольха 217, 256
 — серая 258
 — черная 258
 Орляк 164
 Осина 193, 378
 Осока вздутая 368
 — волосистая 401
 — парвская 369
 — пузырчатая 367

 Палочка сырная 115
 Паслен сладкогорький 332
 — черный 332
 Пассифлора инкарнатная 262
 Пастушья сумка 217, 268
 Пеперомия 231, 232
 Первоцвет весенний 274
 Перец 231—233
 — черный 232
 — красный, или стручковый 332
 Петрушка 75, 93, 316
 Пижма обыкновенная 348
 Пикульник ладанниковый 344
 Пион 192, 242
 — бело-цветковый 242
 — тонколистный 242
 Плаун булавовидный 158
 Плевроциум Шребера 156
 Плющ обыкновенный 209, 312, 313
 Подмаренник настоящий 323
 Подорожник 46, 337, 340
 — блошный 341
 — большой 341
 — ланцетный 340
 Подофилл шиловидный 237
 Полынь горькая 209, 350
 — цитварная 350
 Примула, или первоцвет 209, 274
 Просо 371
 Пустырник сердечный 344

 Рапс 269
 Раувольфия змеиная 329
 Рвотный корень, или ипекакуана 325
 Ревень 217, 253
 — волнистый 253
 — тангутский 253
 Рододендрон даурский 272, 273
 Рожь 203, 369
 Роза дамасская см. Шиповник 26, 288, 289

Ромашка лекарственная 348, 350
 Рыжик 269
 Рябина 102, 198, 290
 — обыкновенная 290
 — черноплодная 290
 Рябчик 353, 439

 Саговник поникающий 176
 Сальвиния плавающая 166
 Сандал синий, или кемпешевое дерево 297
 Сахарный тростник 310, 371
 Свекла 102, 245, 247
 Свербига восточная 268
 Седмичник европейский 401
 Селезеночник обыкновенный 285
 Сельдерей 210, 314, 316
 Сердечник 269
 Синхитрий 119
 Синюха голубая 334, 335
 Скупия кожевническая 301, 406
 Слива 291
 — домашняя 291
 Смородина 193, 285
 — кислая 286
 — колосистая 286
 — красная 286
 — черная 286
 Сморок 141
 Солодка 293
 Сосна 181
 — обыкновенная 182, 399
 — сибирская 182, 399
 Софора японская 214, 293
 Соя 292, 293
 Спаржа лекарственная 362
 Спирулина 117
 Спорынья пурпурная 139
 Столовый арбуз 266
 Страстоцвет голубой 262
 Стрептококк молочнокислый 115
 Стрихнос 322
 — ядоносный 322
 Строфант 329
 Строчки 137
 Сумах лаковый 301, 302
 Сурепка 268
 Сушеница болотная 350

 Табак 333
 — душистый 333
 Тамариндовое дерево 296
 Теветия перуанская 329

Термопсис 293
— ланцетный 293
Терн 83, 291
Тимьян 341, 344
Тмин 316
Томат, или помидор 331
Тополь 193, 269, 271
— бальзамический 271
— белый, или серебристый 271
— гибридный 271
— пирамидальный 271
— черный 271
Туя 183
— западная 183
Тыква 84, 265, 266
Тюльпанное дерево 227

Укроп 26, 314, 316

Фасоль 292, 293
Фейхоа Селлова 297
Фенхель 316
Ферула вонючая 316
Фиалка 263, 264
— альпийская см. Цикламен 275
— полевая 264
— трехцветная 263
— удивительная 264
Филлантус кислый 282, 283
Финик китайский 307
Финиковая пальма 372, 374
Фисташка настоящая 301
Фрезия 354

Хвощ 77, 161, 162
Хинное дерево 324
Хламидомонада снежная 120, 127
Хлопчатник обыкновенный 49
Хлорофитум 355
Хрен 209, 269

Цикламен 274
— персидский 275
Цикорий 350
Цитрус 300, 301

Чай луговой см. Вербейник монетчатый 275
Чайный куст 260
Чемерица Лобеля 351
Черемуха 291
— обыкновенная 291
Черешня 291
Черника 272, 274
Чеснок 353, 358
Чилибуха 321, 322
Чистец однолетний 344
Чистотел весенний 209
Чистяк 75, 237, 402

Шалфей 26, 194, 341
— блестящий 344
— лекарственный 344
Шафран посевной 354
Шиповник 26, 109, 203, 289
— коричный 289
— майский 289
— морщинистый 289
— собачий 109, 289
Шлемник байкальский 194, 344
Шоколадное дерево 207
Шпинат огородный 245, 247

Щавель 109, 251
Щитовник мужской 164

Эвкалипт 26, 297
Элеутерококк колючий 313
Эремурус 356, 378
Эфедра 179
— двухколосковая 180
— хвощевая 180

Яблоня 80, 200, 217, 290
— домашняя 290
— лесная 290
Ярутка полевая 217, 268
Ясколка 249
Яснотка белая 344
Ятрышник пятнистый 75, 365
Ячмень 210, 371

УКАЗАТЕЛЬ ЛАТИНСКИХ НАЗВАНИЙ РАСТЕНИЙ ·

Acacia dealbata 296
Acer platanoides 401
Aconitum 237, 239
Acorus calamus 374
Adenophora dangshen 347
Adonis vernalis 240
Aesculus hippocastanum 303
Agave sisaliana 360
Alkanna tinctoria 337
Allium cepa 358
— *fistulosum* 358
— *porrum* 358
Alnus glutinosa 256, 258, 410
— *incana* 258
Aloe arborescens 356
Althaea officinalis 279
— *rosea* 278
Amarant 247
Amygdalus communis 291
— *nana* 291
Anabena oryza 117
Anemone 237
Anethum graveolens 314, 316
Antirrhinum majus 339
Apium graveolens 316
Aralia 313
Arbutus andrachne 273
Armoracia rusticana 269
Arnica montana 350
Aronia melanocarpa 290
Artemisia absinthium 350
— *cina* 350
Asclepias syriaca 329, 330
Asparagus officinalis 361
Aspergillus flavus 144
— *parasiticus* 143
Asphodelus 356
Astragalus 292, 293
Athyrium filix-femina 164
Atropa belladonna 332
Avena 371
Azalia 273

Barbarea 268
Berberis vulgaris 236
Beta vulgaris 246
Boehmeria nivea 281
Brassica juncea 269
— *napus* var. *oleifera* 269
— *nigra* 269
— *oleracea* 268
Bunias orientalis 268

Caesalpinia melanocarpa 297
Callistephus chinensis 350
Calendula officinalis 350
Calla palustris 376, 410
Camelina 269
Camellia japonica 259
— *sinensis* = *Thea sinensis* 260
Campanula carpatica 347
— *medium* 347
— *latifolia* 347
— *percsicifolia* 347
— *rotundifolia* 345
Capsella bursa-pastoris 268
Capsicum annuum 332
Caragana arborescens 293
Cardamine 269
Carex brevicollis 369
— *pilosa* 401
— *rostrata* 368
— *vesicaria* 367
Carum carvi 316
Cassia acutifolia 296
— *angustifolia* 297
— *fistula* 296
Cassytha filiformis 231
Castanea 254, 406
Catharanthus roseus 329
Centaurea cyanus 348
Cephaelis ipecacuanha 325
Cerastium 249
Cerasus vulgaris 291
Chamaedaphne caliculata 274
Chamomilla = *Matricaria recutita* 348

- Chelidonium majus* 240
Chlamydomonas nivalis 120
Chlorophytum 355
Chrysosplenium alternifolium 285
Cichorium intybus 350
Cicuta virosa 316
Cimicifuga dahurica 240
Cinchona officinalis 324
Cinnamomum camphora 230
— *verum* 230
Citrullus vulgaris 266
Citrus aurantium 301
— *bergamia* 301
— *limon* 301
— *paradisi* 301
— *sinensis* 301
— *unshiu* 301
Claviceps purpurea 139
Clematis 237, 240
Cocos nucifera 372, 374
Coffea arabica 323
Colchicum autumnale 351
Conium maculatum 316
Convallaria majalis 109
Convolvulus arvensis 333
Corchorus 277
Coriandrum sativum 316
Corylus avellana 257, 401
Cotinus coggygria 301
Crocus sativus 355
Cucumis melo 266
— *sativus* 266
Cucurbita 265
— *colocynthoides* 266
Cupressaceae sempervirens 183
Cycas revoluta 176
Cyclamen persicum 275
Cydonia oblonga 290

Datura stramonium 332
Daucus carota 316
Delphinium elatum 239
Dianthus caryophyllus 250
Digitalis purpurea 339
Dioscorea 363
Dryopteris filix-mas 164

Ecballium elaterium 265
Elaeagnus angustifolia 308
Elaeis guineensis 372, 374
Eleuterococcus senticosus 313
Ephedra distachia 180
— *equisetina* 180
Eremurus 356

Eryzimum canescens 269
Eucalyptus 297
Euphorbia helioscopia 282

Fagopyrum esculentum 253
— *sachalinense* 253
Fagus sylvatica 254
Feijoa sellowiana 297
Ferula foetida 316
Foeniculum vulgare 316
Fragaria 289
— *ananassa* 289
— *vesca* 289
— *viridis* 289
Frangula alnus 306, 307
Freesia 354
Fritillaria 353

Gagea lutea 352
Galanthus 359
Galeobdolon luteum 40
Galeopsis ladanum 344
Galium verum 323
Gentiana lutea 326, 352
Gentiana erythraea 325
Geum 289, 409
Ginkgo biloba 177
Gladiolus 354
Glycine 293
Glycyrrhiza glabra 293
Gnaphalium uliginosum 350
Gnetum gnemon 178
Gomphrena globoza 248
Gossypium hirsutum 278
Grossularia reclinata 285
Gyromitra 139

Haematoxylon campechianum 297
Hedera helix 312, 313
Heliotropium arborescens 337
Hevea brasiliensis 283
Hibiscus cannabinus 279
Hippophae rhamnoides 308, 309
Hordeum 371
Hovenia dulcis 307
Hyoscyamus niger 332
Hypericum maculatum 260, 261
— *perforatum* 260

Illicium verum 228
Isatis tinctoria 269

Juniperus communis 183

- Lagochilus inebrians* 344
Larix daurica 181, 182, 400
— *sibirica* 182
Laurus nobilis 229, 230, 405
Lavandula angustifolia = *L. vera* 344
Ledum palustre 274, 397, 400
Leonurus cardiaca 344
Lilium candidum 352, 353
Linaria vulgaris 337
Linum usitatissimum 304
Liriodendron tulipifera 227
Luffa 266
Lycopersicon esculentum 332
Lycopodium clavatum 159
Lysimachia nummularia 274, 275
— *vulgaris* 275

Magnolia grandiflora 226, 227
— *obovata* 227
Majanthemum bifolium 401
Malus domestica 290
— *sylvestris* 290
Mangifera indica 301, 302
Manihot esculenta 283
Marchantia polymorpha 153
Marsdenia condurango 330
Matthiola 269
Medicago 293
Melissa officinalis 344
Menyanthes trifoliata 326
Mentha piperita 342
Morxella 139
Muchlenbeckia 251
Myosotis 336

Narcissus 359
Nelumbo nucifera 235
Nicotiana tabacum 333
Nymphaea alba 234
— *candida* 233
— *caspika* 235
— *comarovi* 235
— *lotus* 235
— *lutea* 235

Ocinum basilikum 344
Oplopanax elatus 313
Orchis maculata 365
Origanum vulgare 341, 344
Oxalis acetosella 399, 401
Oxycoccus quadripetalus = *O. microcarpus*
274

Padus quadrifolia 364

Paeonia lactiflora 242
— *tenuifolia* 242
Padus racemoza 291
Panax ginseng 312, 313
Panicum 371
Papaver somniferum 241
Parthenocissus quinquefolia 311
Passiflora caerulea 262
Peperomia 232
Periploca graeca 330
Persea americana 231
Petroselinum sativum 316
Phaseolus 292
Phoenix dactylifera 372; 374
Phyllanthus acidus 283
Phytophthora infestans 118
Picea excelsa 182
— *obovata* 182
Pimpinella anisum 316
Pinus sibirica 399
— *sylvestris* 170, 182, 399
Piper 219, 232
Pistacia vera 301
Pisum 292
Plantago lanceolata 340
— *major* 341
— *psyllium* 341
Platycodon grandiflorum 347
Pleurozium schreberi 156
Podophyllum peltatum 237
Polygonum amphibium 252, 253
— *aviculare* 252
— *viviparum* 252
Polytrichum commune 156
Populus alba 271
— *balsamifera* 271
— *hybrida* 271
— *nigra* var. *italica* 271
— *nigrum* 271
— *tremula* 271, 402
Potentilla anserina 288
— *argentea* 289
— *erecta* 289
Primula veris 274
Prunus divaricata 291
— *domestica* 291
Pteridium aquilinum 164
Pulmonaria obscura 336, 401

Quercus ilex 254, 401
— *infectoria* 256
— *mongolica* 256
— *robur* 255
— *rubra* 256

- *suber* 256
- Ranunculus repens* 239
- Rauwolfia serpentina* 329
- Rhamnus cathartica* 306, 307
- Rheum undulatum* 253
- *tanguticum* 253
- Rhododendron dauricum* 273, 400
- Rhus verniciflua* 302
- Ribes acidum* 285
- *nigrum* 286
- *rubrum* 286
- *spicatum* 286
- Robinia pseudacacia* 293
- Rosa canina* 289
- *cinnamomea* 289
- *damascena* 289
- *majalis* 289
- *rugosa* 289
- Rubia tinctorum* 323
- Rubus idaeus* 288, 410
- *caesius* 288
-
- Saccharomyces cerevisiae* 138
- Saccharum* 371
- Salix acutifolia* 269 — 271
- *alba* 271
- *caprea* 270, 271
- *lapponum* 271
- *rosmarinifolia* 271
- Salvia officinalis* 340, 344
- *splendens* 344
- Salvinia natans* 166
- Sambucus nigra* 318
- Sanguisorba officinalis* 290
- Saponaria officinalis* 250
- Saxifraga hirculus* 285
- Schisandra chinensis* 228
- Scirpus lacustris* 367
- Scutellaria baicalensis* 344
- Secale* 369, 371
- Sinapis alba* 269
- Solanum dulcamara* 332
- *melongena* 332
- *nigrum* 332
- *tuberosum* 332
- Sorbus* 290
- Spinacia oleracea* 245
- Spirulina maxima* 117
-
- Stachys annua* 344
- Stellaria* 249
- Streptococcus lactis* 115
- Strophantus* 328
- Strychnos nux-vomica* 321
- *toxifera* 322
- Styphnolobium japonicum* 293, 294
- Symphytum officinale* 335
- Synchytrium endobioticum* 119
-
- Tamarindus indica* 296
- Tanacetum vulgare* 348
- Taraxacum officinale* 348
- Thalictrum foetidum* 240
- Theobroma cacao* 207
- Thermopsis lanceolata* 293
- Thevetia peruviana* 329
- Thlaspi arvense* 268
- Thuja occidentalis* 183
- Thymus vulgaris* 344
- Tilia begoniifolia* 276
- *cordata* 276, 401
- *platyphyllos* 276
- Trientalis europaea* 401
- Trifolium* 293
- Trollius europaeus* 238
- Tussilago farfara* 350
-
- Urginea maritima* 357
- Urtica cannabina* 280
- *diodica* 280
- *urens* 280
-
- Vaccinium myrtillus* 272, 274, 399
- *uliginosum* 397, 400, 411
- *vitis-idaea* 272, 274, 399
- Valeriana officinalis* 319
- Veratrum lobelianum* 351
- Verbascum thapsus* 337
- Veronica chamaedrys* 337
- Viburnum opulus* 317, 318
- Vmca minor* 327
- Viola arvensis* 264
- *mirabilis* 264
- *tricolor* 263
- Vitis vinifera* 309, 310
-
- Welwitschia mirabilis* 180
-
- Zea mays* 369, 371
- Zizyphus jujuba* 307

ОГЛАВЛЕНИЕ

Предисловие	3
Введение	5

Глава 1. ЦИТОЛОГИЯ

История развития учения о клетке	7
Строение растительных клеток	8
Деление эукариотических клеток	31
Митоз	33
Мейоз	35

Глава 2. РАСТИТЕЛЬНЫЕ ТКАНИ

Классификация тканей	39
Образовательные ткани	41
Покровные ткани	44
Основные ткани	51
Механические ткани	52
Проводящие ткани	56
Выделительные ткани	59

Глава 3. ВЕГЕТАТИВНЫЕ ОРГАНЫ ВЫСШИХ РАСТЕНИЙ

Корень и корневая система	63
Побег и система побегов	76
Лист — боковой орган побега	97

Глава 4. ЦАРСТВО ДРОБЯНКИ — МЫСНОТА. ЦАРСТВО ПРОТОКТИСТЫ — PROTOSTISTA. ЦАРСТВО ГРИБЫ — MYCOTA (FUNGI)

Таксономические категории и таксоны. Бинарная номенклатура	109
ЦАРСТВО ДРОБЯНКИ — МЫСНОТА	110
Подцарство настоящие бактерии — Bacteriobionta	110
Подцарство оксифотобактерии — Oxyphotobacteria	115
ЦАРСТВО ПРОТОКТИСТЫ — PROTOSTISTA	117
ГРИБОПОДОБНЫЕ ПРОТОКТИСТЫ	118
Отдел оомикоты — Oomycota	118
Отдел хитридиомикоты — Chytridiomycota	119
ПРОТОКТИСТЫ ВОДОРОСЛИ	119
Отдел эвгленовые — Euglenophycota	120
Отдел красные водоросли (багрянки) — Rhodophycota (Rhodophyta)	121
Отдел диатомовые водоросли, или диатомеи — Diatomophycota	123
Отдел бурые водоросли — Fucophycota (Phaeophyta)	124
Отдел зеленые водоросли — Chlorophycota (Chlorophyta)	127
ЦАРСТВО ГРИБЫ — MYCOTA (FUNGI)	133
Отдел зигомикоты — Zygomycota	135
Отдел сумчатые грибы, или аскомикоты — Ascomycota	137

Отдел базидиомикоты — Basidiomycota	141
Отдел дейтеромикоты, или несовершенные грибы, — Deuteromycota, или Fungi imperfecti	143
Отдел лишайники — Lichenes	145

Глава 5. ЦАРСТВО РАСТЕНИЯ — PLANTAE, EMBRYOPHYTA (PHYTOBIOTA). ВЫСШИЕ СПОРОВЫЕ РАСТЕНИЯ

Общая характеристика высших споровых растений	150
Отдел моховидные — Bryophyta	152
Отдел плауновидные — Lycopodiophyta	158
Отдел псилотовидные — Psilotophyta	160
Отдел хвощевидные — Equisetophyta	161
Отдел папоротниковидные — Polypodiophyta	163

Глава 6. СЕМЕННЫЕ РАСТЕНИЯ. ОТДЕЛ ГОЛОСЕМЕННЫЕ — PINOPHYTA

Общая характеристика отдела голосеменные	169
Класс семенные папоротники — Leginopteridopsida	174
Класс саговники — Cycadopsida	175
Класс беннеттитовые — Bennettitopsida	176
Класс гинкговые — Ginkgoopsida	176
Класс гнетовые — Gnetopsida	178
Класс хвойные — Pinopsida	181

Глава 7. ОТДЕЛ ПОКРЫТОСЕМЕННЫЕ, ИЛИ ЦВЕТКОВЫЕ, — ANGIOSPERMAE, ИЛИ MAGNOLIOPHYTA

Общая характеристика покрытосеменных	185
Происхождение покрытосеменных	187
Теории происхождения цветка	191
Цветок	192
Семязачаток	203
Соцветия	207
Плод	211
Семя	218

Глава 8. ГЛАВНЕЙШИЕ ТАКСОНОМИЧЕСКИЕ ГРУППЫ ЦВЕТКОВЫХ (MAGNOLIOPHYTA)

КЛАСС ДВУДОЛЬНЫЕ, ИЛИ МАГНОЛИОПСИДЫ, — DICOTYLEDONES, ИЛИ MAGNOLIOPSIDA	225
ПОДКЛАСС магнолииды — Magnoliidae	225
Порядок магнолиецветные — Magnoliales	225
Семейство магнолиевые — Magnoliaceae	225
Порядок бадьяновые — Illiciaceales	228
Семейство лимонниковые — Schisandraceae	228
Семейство бадьяновые — Illicialeae	228
Порядок лавровые — Laurales	228
Семейство лавровые — Lauraceae	229
Порядок перцевые — Piperales	231
Семейство перцевые — Piperaceae	231
Порядок кувшинкоцветные, или нимфейные — Nymphaeales	233
Семейство кувшинковые — Nymphaeaceae	233
Порядок лотосовые — Nelumbonales	235
Семейство Лотосовые — Nelumbonaceae	235
ПОДКЛАСС ранункулиды — Ranunculidae	236

Порядок лютикоцветные — Ranunculales	236
Семейство барбарисовые — Berberidaceae	236
Семейство лютиковые — Ranunculaceae	237
Порядок макоцветные — Papaverales	240
Семейство маковые — Papaveraceae	240
Порядок пионовые — Paeoniales	242
Семейство пионовые — Paeoniaceae	242
ПОДКЛАСС кариофиллиды — Caryophyllidae	243
Порядок гвоздичные — Caryophyllales	243
Семейство кактусовые — Cactaceae	244
Семейство маревые — Chenopodiaceae	245
Семейство амарантовые — Amarantaceae	247
Семейство гвоздичные — Caryophyllaceae	249
Порядок гречишноцветные — Polygonales	251
Семейство гречишные — Polygonaceae	251
ПОДКЛАСС гамамелиды — Hamamelididae	253
Порядок букоцветные — Fagales	253
Семейство буковые — Fagaceae	253
Семейство березовые — Betulaceae	256
ПОДКЛАСС диллениды — Dilleniidae	258
Порядок чайные — Theales	258
Семейство чайные — Theaceae	259
Семейство зверобойные — Hypericaceae	260
Порядок фиалковые — Violales	262
Семейство страстоцветные — Passifloraceae	262
Семейство фиалковые — Violaceae	263
Порядок тыквенные — Cucurbitales	264
Семейство тыквенные — Cucurbitaceae	264
Порядок каперцовые — Capparales	266
Семейство крестоцветные — Cruciferae, или Brassicaceae	267
Порядок ивоцветные — Salicales	269
Семейство ивовые — Salicaceae	269
Порядок вересковые — Ericales	272
Семейство вересковые — Ericaceae	272
Порядок примуловые, или первоцветные — Primulales	274
Семейство первоцветные — Primulaceae	274
Порядок мальвоцветные — Malvales	275
Семейство липовые — Tiliaceae	275
Семейство мальвовые — Malvaceae	277
Порядок крапивоцветные — Urticales	279
Семейство крапивные — Urticaceae	279
Порядок молочайные — Euphorbiales	282
Семейство молочайные — Euphorbiaceae	282
ПОДКЛАСС розиды — Rosidae	284
Порядок камнеломковые — Saxifragales	284
Семейство камнеломковые — Saxifragaceae	284
Семейство крыжовниковые — Grossulariaceae	285
Порядок розоцветные — Rosales	286
Семейство розоцветные, или розанные — Rosaceae	286
Порядок бобовые — Leguminosae, или Fabales	291
Семейство бобовые, или мотыльковые, — Fabaceae, или Leguminosae	291
Порядок миртоцветные — Myrtales	297
Семейство миртовые — Myrtaceae	297
Семейство кипрейные — Onagraceae	298

Порядок рутоцветные — Rutales	299
Семейство рутовые — Rutaceae	299
Семейство анакардиевые (сумаховые) — Anacardiaceae	301
Порядок сапиндовые — Sapindales	302
Семейство конскокаштановые — Hippocastanaceae	303
Порядок льновые — Linales	304
Семейство льновые — Linaceae	304
Порядок крушиноцветные — Rhamnales	305
Семейство крушиновые — Rhamnaceae	305
Семейство лоховые — Elaeagnaceae	307
Порядок виноградные — Vitales	309
Семейство виноградные — Vitaceae	309
Порядок кизилловые — Cornales	311
Семейство кизилловые — Cornaceae	311
Порядок сельдерейные, или зонтичные, — Apiales, или Umbelliferae	312
Семейство аралиевые — Araliaceae	312
Семейство зонтичные, или сельдерейные, — Umbelliferae, или Apiales	314
Порядок ворсянковые — Dipsacales	316
Семейство жимолостные — Caprifoliaceae	316
Семейство валериановые — Valerianaceae	318
ПОДКЛАСС ламииды — Lamiidae	320
Порядок горечавковые — Gentianales	321
Семейство логаниевые — Loganiaceae	321
Семейство мареновые — Rubiaceae	322
Семейство горечавковые — Gentianaceae	325
Семейство вахтовые — Menyanthaceae	326
Семейство кутровые — Apocinaceae	327
Семейство ластовневые — Asclepiadaceae	329
Порядок пасленовые — Solanales	330
Семейство пасленовые — Solanaceae	331
Порядок вьюнковые — Convolvulales	333
Семейство вьюнковые — Convolvulaceae	333
Порядок синюховые — Polemoniales	334
Семейство синюховые — Polemoniaceae	334
Порядок бурачничкоцветные — Boraginales	335
Семейство бурачниковые — Boraginaceae	335
Порядок норичничкоцветные — Scrophulariales	337
Семейство норичниковые — Scrophulariaceae	337
Семейство подорожниковые — Plantaginaceae	340
Порядок яснотковые — Lamiales	341
Семейство яснотковые, или губоцветные, — Lamiaceae, или Labiatae	341
ПОДКЛАСС астериды — Asteridae	344
Порядок колокольчиковые — Campanulales	345
Семейство колокольчиковые — Campanulaceae	345
Порядок астровые, или сrostнопыльниковые, — Asterales, или Synandreae	347
Семейство сложноцветные — Compositae, или Asteraceae	348
КЛАСС ОДНОДОЛЬНЫЕ — MONOCOTYLEDONES, ИЛИ Liliopsida	350
ПОДКЛАСС лилии — Liliidae	351
Порядок лилиецветные — Liliales	351
Семейство мелантиевые — Melanthiaceae	351
Семейство лилейные — Liliaceae	352

Семейство ирисовые — Iridaceae	353
Порядок амариллисовые — Amaryllidales	355
Семейство асфodelовые — Asphodelaceae	355
Семейство гиацинтовые — Hyacinthaceae	356
Семейство луковые — Alliaceae	357
Семейство амариллисовые — Amaryllidaceae	358
Семейство агавовые — Agavaceae	360
Порядок спаржевые — Asparagales	360
Семейство ландышевые — Convallariaceae	360
Семейство спаржевые — Asparagaceae	361
Семейство иглицевые — Ruscaceae	361
Порядок диоскорейные — Dioscoreales	363
Семейство диоскорейные — Dioscoreaceae	363
Семейство триллиевые — Trilliaceae	364
Порядок орхидные — Orchidales	365
Семейство орхидные — Orchidaceae	365
Порядок осоковые — Cyperales	367
Семейство осоковые — Cyperaceae	367
Порядок злаки (чешуецветные) — Poales	369
Семейство злаки — Gramineae, или Poaceae	369
ПОДКЛАСС арециды — Arecidae	372
Порядок пальмы — Arecales	372
Семейство пальмы — Arecaceae, или Palmae	372
Порядок аронниковые — Arales	374
Семейство аронниковые, или ароидные — Araceae	374

Глава 9. ОСНОВЫ БОТАНИЧЕСКОЙ ГЕОГРАФИИ РАСТЕНИЙ

Флористическая география	377
Элементы экологии растений	380
Характеристика экосистемы	381
Факторы среды	383
Элементы геоботаники	393
Растительные зоны России и сопредельных стран	396
Климатические зоны и интразональная растительность	406

Глава 10. ЭЛЕМЕНТЫ ФИЗИОЛОГИИ РАСТЕНИЙ

Водообмен и передвижение веществ	413
Корневое питание растений	420
Рост и развитие растений	425
Список литературы	434
Указатель названий растений	435
Указатель латинских названий растений	440